VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

Проф. Л. И. КУРСАНОВ

МИКОЛОГИЯ

УЧПЕДГИЗ
1940

Проф. Л. И. КУРСАНОВ

МИКОЛОГИЯ

Допущено Наркомпросом РСФСР в качестве учебного пособия для университетов

Издание второе

ГОСУДАРСТВЕННОЕ УЧЕБНО-ПЕДАГОГИЧЕСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
НАРКОМПРОСА РСФСР
МОСКВА 1940

Посвящается памяти

АНТОНА ДЕ-БАРИ (1831—1888)

в связи с исполнившимся в 1938 г. 50-летием со дня его смерти

ПРЕДИСЛОВИЕ КО ВТОРОМУ ИЗДАНИЮ

Настоящее, второе, издание «Микологии» сохраняет тот же план и те же основные установки, как и первое, опубликованное в 1933 г. Как и раньше, в нем ставится задача дать некоторый синтез знаний о грибах, не ограничиваясь их морфологией и систематикой, но обращая также значительное внимание на условия их жизни, значение в природе и хозяйстве и в связи с этим на те экспериментальные направления, которые приобретают все большее значение в современных микологических исследованиях.

Автор попрежнему полагает, что такое построение более соответствует запросам, предъявляемым у нас к микологии, притом не только со стороны ботаников, но и со стороны фитопатологов, агрономов, техников и др., чем те очень хорошие, но только морфолого-систематические сводки, какие появились за последние годы в Западной Европе и Америке (Gäumann, Gwynne-Vaughan, Bessey). В противоположность им можно указать на старое классическое руководство Де-Бари (Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, 1884), которое еще более 50 лет назад широко трактовало микологию: не только как морфологию и систематику грибов, но и как их биологию, понимаемую в широком смысле и с особенным ударением на явлениях паразитизма.

Посвящая настоящее издание памяти А. Де-Бари в связи с исполнившимся в этом году пятидесятилетием со дня смерти этого величайшего исследователя-миколога, автор хотел вместе с тем указать, что современное положение нашей науки опять приводит нас к той же широкой трактовке ее, как это было заложено в его классических сочинениях.

Понятно, что фактический материал, каким мы сейчас располагаем, значительно обширнее и не может быть поэтому изложен с той почти исчерпывающей полнотой, как это было сделано Де-Бари в его руководстве 1884 г. Наша книга и не претендует на исчерпывающее изложение. В основном — это руководство, стремящееся отразить только основные факты и главнейшие направления в современной микологии, но вместе с тем оно имеет в виду читателя, предъявляющего более глубокие запросы к этой дисциплине. Предполагается, что это будут главным образом студенты старших курсов, специализирующиеся в этой области, аспиранты и начинающие научные работники, притом не только ботаники и фитопатологи, но отчасти и агрономы, техники и др.

Для некоторых из этих категорий предполагаемых читателей было бы, вероятно, желательно иметь также побольше справочного и методического материала. Однако автор не решился расширить книгу в этом направлении из опасения слишком большого увеличения ее объема. Тем более, что мы имеем уже сейчас очень основательные справочники Н. А. Наумова по методике культуры и микроскопического изучения грибов. Также обильный справочный материал по некоторым вопросам можно найти в «Основах микологии» А. А. Ячевского (1933). Эта книга, остановившаяся из-за смерти автора на первом томе, касается только некоторых разделов общей микологии, но благодаря обилию справочного материала, содержит более 1000 страниц. Можно думать, что обработка в том же масштабе всей микологии потребовала бы, вероятно, по крайней мере, еще двух таких же томов. В наши намерения совершенно не входило составление такого огромного руководства.

При сохранении плана и общих установок первого издания тем не менее второе издание значительно переработано и расширено. Это коснулось не только исправления исключительно обильных опечаток первого издания, печатавшегося очень спешно и во многих листах почти без корректуры, но и

исправлений и дополнений по существу в связи с данными новейшей литературы и необходимостью отразить некоторые новые течения, недостаточно выявленные и даже совсем отсутствовавшие в то время, когда изготовлялась рукопись первого издания (была окончена и сдана в издательство в 1931 г.). Также были приняты во внимание некоторые критические замечания по поводу первого издания, полученные от товарищей по науке, за что автор выражает им свою признательность. Впрочем, не все из их пожеланий могли быть выполнены. Так, указывалось на желательность расширения отделов по систематике пиреномицетов и несовершенных грибов. Этого не сделано, по крайней мере, в значительных размерах. Вполне соглашаясь, что каждый миколог должен знать значительное число представителей этих крупнейших групп, автор тем не менее полагает, что такие знания должны получиться из гербаризации и определения, чего не может заменить учебное руководство. Сделать же какие-либо существенные обобщения на основании более подробной классификации пиреномицетов и несовершенных грибов автор не видел возможности.

Как наиболее существенные изменения второго издания можно указать следующие:

1. В целом несколько смягчено догматическое изложение различных гипотез и толкований (особенно в вопросах филогенеза) приведением других существующих мнений на этот счет и их кратким критическим разбором.

2. Расширена глава о гетероталлизме.

3. Расширено изложение учения о биотипах и их возможном гибридном происхождении. Последнее сделано как в общей главе о паразитизме, так и более специально в главе о ржавчинных, где эти явления наилучше изучены.

4. Переработана глава VIII — об общих условиях жизни грибов — и расширена изложением учения о значении ростовых веществ и биоса, а также явлений антагонизма.

5. Расширено изложение учения о симбиозе.

6. Расширены в систематической части главы о головневых и особенно ржавчинных грибах.

7. Приводимые в конце глав списки литературы значительно расширены. Однако и в таком виде они отнюдь не могут претендовать на исчерпывающую полноту.

8. Заново написан довольно подробный очерк истории микологии. Он приложен в конце книги, так как построен таким образом, чтобы показать развитие тех проблем, современное состояние которых излагается в основной части.

В общем, в результате указанных и многих других изменений и расширений общий объем текста увеличился примерно на 20—25%, а число иллюстраций — с 237 до 326.

Москва, май, 1938 г.

Л. Курсанов.

ВВЕДЕНИЕ

Общая характеристика грибов. Грибы представляют собой очень обширную группу (тип) растений, содержащую до 80 000 описанных видов. Возможно, впрочем, что некоторое количество из указанного числа представляет одни и те же виды, но повторно описанные под разными названиями. Однако, с другой стороны, нужно признать, что видовой состав грибов изучен еще далеко не полно. Особенно это относится к тропическим областям, где, вероятно, будет найдено еще огромное количество новых видов. Поэтому некоторыми микологами-систематиками и флористами высказывается мнение, что грибы по общему числу видов, существующих сейчас на земле, мало чем уступают, а может быть, даже превосходят цветковые растения (около 150 000 видов). При указанном богатстве видами грибы отличаются вместе с тем большим разнообразием их. Стоит только вспомнить, что сюда относятся столь различные представители, как всем известные шляпные почвенные грибы, или древесные трутовики с их крупными сложно построенными плодовыми телами, далее — крупные, иногда огромные дождевики (до 1,5 *м* в диаметре у американской Calvatia) затем различные подземные клубневидные грибы, как трюфели и др. С другой стороны, к грибам относится еще значительно большее число микроскопических форм, заметных невооруженному глазу в виде различных налетов и плесеней на тех или других субстратах, а нередко и совсем неразличимых без микроскопа.

При всем этом разнообразии можно указать ряд черт, свойственных всем или огромному большинству грибов. Во-первых, все без исключения грибы не содержат хлорофилла и поэтому имеют гетеротрофное питание, т. е. черпают свой углерод только из готовых органических соединений. В соответствии с этим стоит строение их вегетативного тела. За исключением небольшого числа наиболее примитивных видов, живущих как внутриклетные паразиты зеленых растений, почти у всех остальных оно развито в виде м и ц е л и я, или г р и б н и ц ы, и представляет систему очень тонких ветвящихся нитей, или г и ф, непрерывно нарастающих своими концами и пронизывающих субстрат, на котором развивается гриб. Благодаря такому строению мицелия, он имеет очень большую поверхность, через которую осмотическим путем и поступают в него питательные вещества, в том числе и сравнительно мало подвижные, но необходимые для него органические вещества.

При микроскопическом изучении обнаруживается, что мицелий различно построен у низших и высших грибов. У первых слагающие его гифы, хотя и достигают многих сантиметров в длину, но лишены поперечных перегородок, и, таким образом, весь мицелий оказывается, формально говоря, одной сильно разветвлённой клеткой с огромным числом ядер в ней. Такой мицелий называется о д н о к л е т о ч н ы м, или н е ч л е н и с т ы м. У всех высших грибов и немногих низших гифы мицелия перегорожены поперечными перегородками на отдельные клетки, каждая с одним или чаще с несколькими ядрами. Такой мицелий называется м н о г о к л е т о ч н ы м, или ч л е н и с т ы м. За этим, хотя и существенным различием, мицелий всех грибов построен весьма сходно и одинаково пронизывает субстрат или (при большой влажности атмосферы) отчасти растет сверх него, образуя пушистый налет или более объемистые ватообразные скопления большею частью беловатого цвета.

Мицелий построен в общем слишком однообразно, чтобы по нему

можно было идентифицировать тот или другой гриб. Более разнообразны и характерны для того или иного вида или группы видов органы размножения, приносящие споры и называемые поэтому также органами спороношения. При этом здесь различают бесполые и половые спороношения. Первые, подобно вегетативному размножению высших растений, служат для быстрого размножения и повторяют, как правило, полностью особенности произведшего их организма. Вторые имеют в основе половой процесс, сопровождающийся слиянием клеточных ядер и следующим затем редукционным делением их. Поэтому споры полового размножения, подобно семенам высших растений, не являются все вполне тождественными генетически друг с другом и с материнским растением.

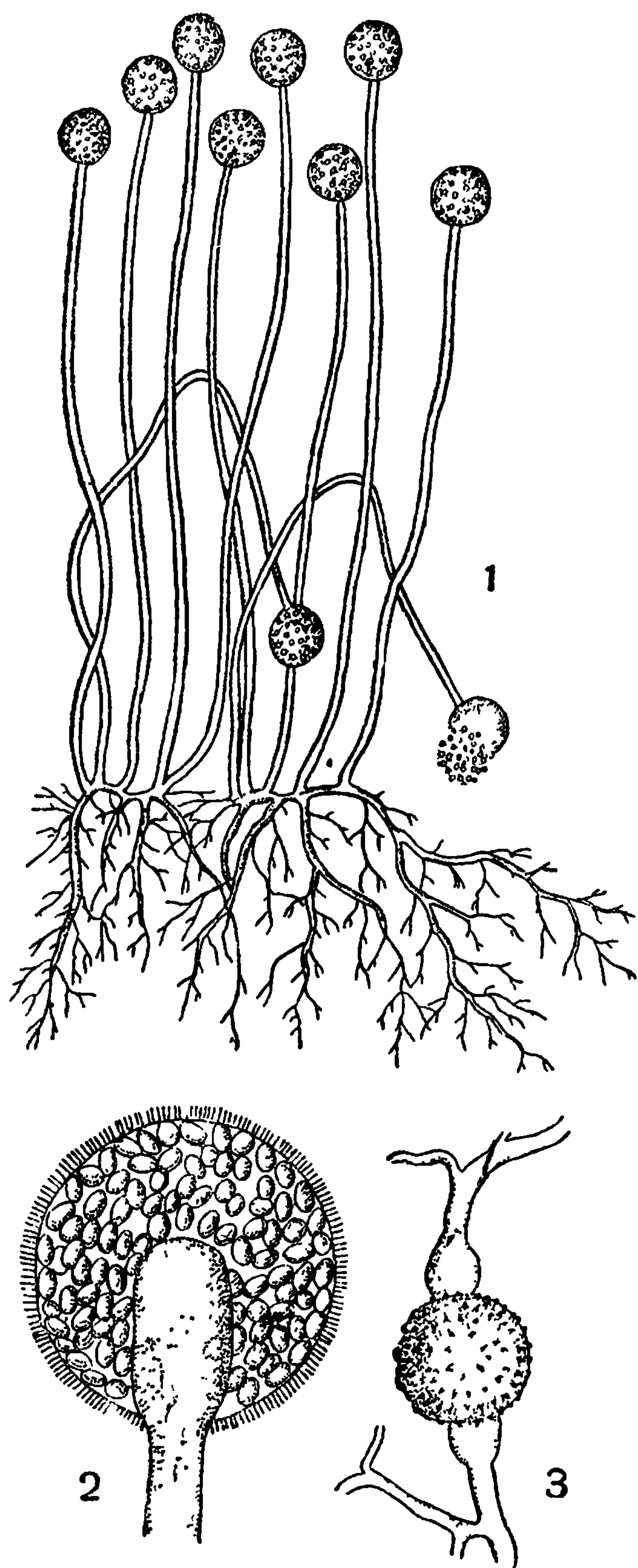


Рис. 1. Mucor mucedo. *1* — спорангиеносцы со спорангиями и мицелий: *2* — спорангий, сильно увеличенный; *3* — зигоспора на месте слияния двух одинаковых ветвей мицелия.

Половые споры нередко представляют покоящиеся споры и служат в этом случае не столько для непосредственного размножения, сколько для сохранения вида в течение неблагоприятного периода (зима, засуха).

Среди бесполых спор различают эндогенные и экзогенные Первые имеются только у низших грибов и образуются в большом числе внутри особых клеток, называемых спорангиями, почему и самые споры называют спорангиоспорами Экзогенные споры, иначе называемые конидиями, свойственны высшим грибам и только немногим низшим. Они образуются не внутри, а на поверхности образующего их органа, называемого конидиеносцем.

Что касается половых спор, то они также бывают различны. У низших грибов они имеют характер покоящихся спор и различаются по форме полового процесса, давшего им начало (ооспоры, зигоспоры). При прорастании их развивается спорангий со спорами в нем, происшедшими в результате редукционного деления (т. е. генетически не однородными). У высших грибов половой цикл сложнее. Продукт оплодотворения у них не превращается в покоящуюся спору, а разрастается далее и в конце своего развития приносит многочисленные спороносные органы. Одни из них образуют внутри эндогенные споры и называются сумками, или асками, а их споры — аскоспорами. Другие образуют на своей поверхности экзогенные споры и называются базидиями, а их споры — базидиоспорами. Как аскоспоры, так и базидиоспоры образуются в результате редукционного деления, т. е. являются генетически неоднородными, как это свойственно вообще спорам полового происхождения (см. ниже споры спорангиев, получающихся при прорастании половых спор низших грибов, стр. 7).

Для пояснения вышеизложенного можно рассмотреть несколько конкретных примеров.

Обычнейший плесеневый гриб, Mucor mucedo, принадлежит к низшим грибам. Его бесполые спорангиоспоры выпадают из спорангия и, перенесенные токами воздуха на субстрат подходящего состава и влажности, немедленно прорастают. При этом спора вздувается и затем из нее вырастают 2—3 ростковые трубочки, которые быстро растут своими концами дальше, ветвятся и развиваются в нечленистый (одноклеточный или, лучше, неклеточный) мицелий (рис. 1). Он отчасти пронизывает субстрат, отчасти стелется по его поверх-

ности. Через 2—3 дня роста на таком мицелии развиваются особые ветви, которые не ветвятся и растут прямо вверх на высоту до 10 *см*. Они представляют спорангиеносцы. Их концы шаровидно вздуваются, отделяются от спорангиеносца перегородкой и превращаются в спорангии (рис. 1). В спорангиях без всякого редукционного деления образуются спорангиоспоры таким образом, что общее протоплазменное содержимое распадается на большое число участков, одевающихся каждый собственной оболочкой (рис. 1, *2*). Спорангиоспоры, выпадая вследствие разрушения оболочки спорангия, немедленно могут прорастать в такой же мицелий с новыми спорангиями на нем и т. д.

У Mucor mucedo имеется и половой процесс. Он происходит лишь при определенных условиях: при встрече двух различных в половом отношении мицелиев. При этом специальные короткие ветви гиф того и другого сливаются своими концами, и из этого слияния получается зигоспора, одевающаяся толстыми оболочками и переходящая в состояние покоя (рис. 1,*3*). Позднее она прорастает в короткую нить с спорангием на конце. В нем на этот раз происходит редукционное деление при формировании спорангиоспор, так что последние в этом так называемом зародышевом спорангии оказываются генетически разнородными, отличаясь, между прочим, половыми свойствами развивающихся из них мицелиев.

Другой также очень обычный плесеневый гриб, Aspergillus, принадлежит к высшим грибам и имеет членистый многоклеточный мицелий. На нем развиваются конидиеносцы в виде вертикально растущих ветвей длиной в 1—2 *мм*, вздувающихся на конце. На поверхности этого вздутия образуются короткие цилиндрические выросты, отчленяющие на своих концах последовательно целые цепочки конидий (рис. 2). Последние отпадают и, попав на подходящий субстрат, легко прорастают, давая 2—3 ростковые трубочки, нарастающие концами и ветвящиеся. В отличие от Mucor, они вскоре делятся поперечными перегородками, так что получается многоклеточный мицелий. На нем опять вскоре формируются такие же конидиеносцы и т. д.

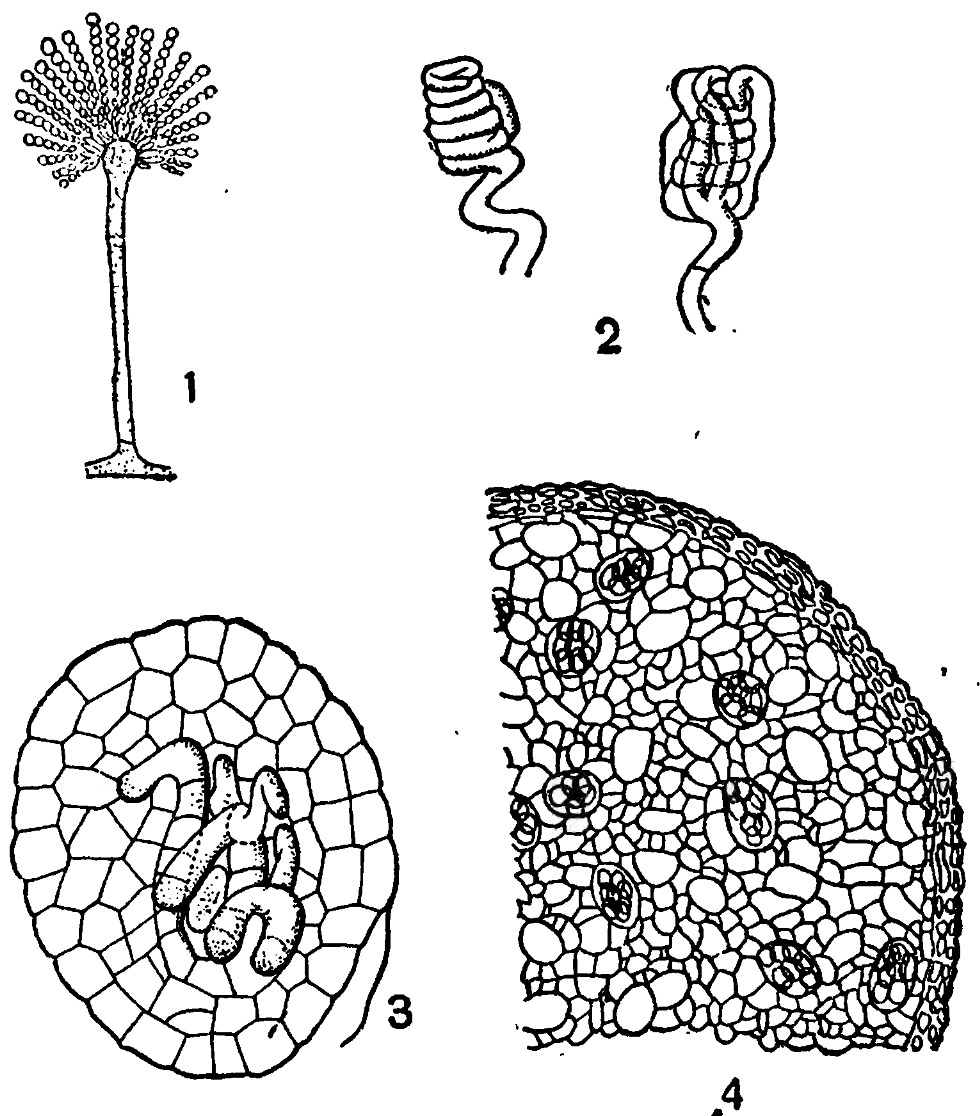


Рис. 2. Aspergillus. *1* — конидиеносец с цепочками конидий; *2* — половые органы; *3* — развитие плодового тела (спиральное тело, в середине — разросшийся женский половой орган с зачатками аскогенных гиф на нем); *4* — часть разреза через аскокарп с сумками и аскоспорами в них.

На том же мицелии развивается и половое спороношение. Вначале появляются половые органы в виде парами расположенных коротких ветвей, часто одной и той же гифы. Одна из этих ветвей, спирально закрученная, является женским органом, а другая, более прямая — мужским (рис. 2, *2*). Вскоре затем женский орган дает боковые короткие выросты, называемые аскогенными гифами. На их концах формируются сумки, а в них сначала происходит слияние двух имеющихся ядер и затем редукционное деление копуляционного ядра. После следующих затем еще двух делений в сумке оказывается восемь ядер, и около них в каждой сумке формируется по восемь аскоспор. Последние, как происходящие в результате редукционного деления, оказываются такими же неоднократными в генетическом отношении, как и споры Mucor в зародышевом спорангии.

Одновременно с указанным развитием половых органов происходит обрастание их соседними ветвями мицелия, которые плотно сплетаются в округлое тельце, и уже внутри него развиваются аскогенные гифы и сумки. Аскоспоры

освобождаются вследствие разрушения оболочки этого тельца, называемого сумчатым плодовым телом, или аскокарпом (рис. 2, *4*).

Третим и последним примером можно взять какой-нибудь из шляпных грибов, например часто развивающийся на навозе Coprinus (рис. 3). На его многоклеточном мицелии могут развиваться, хотя и не особенно обильно, бесполые (конидиальные) спороношения, а затем залагаются плодовые тела, или базидиокарпы, состоящие из пенька и шляпки. На нижней стороне последней развиваются в очень большом числе спороносные органы — базидии. Так же как и сумки, они имеют сначала по два ядра, которые затем сливаются, и после этого копуляционное ядро делится редукционным путем. Затем следует еще одно деление, и в базидии получается четыре ядра. Тем временем на ее поверхности образуются четыре выроста, и в них переходит по одному ядру (рис. 3, *2*). Таким образом, на каждой базидии образуется по четыре экзогенных споры, называемых базидиоспорами. По характеру своего развития, при котором происходит слияние клеточных ядер и затем редукционное деление, они сходны с аскоспорами и должны быть отнесены к половым спороношениям. Как те, так и другие, в отличие от бесполых спор, оказываются генетически неоднородными.

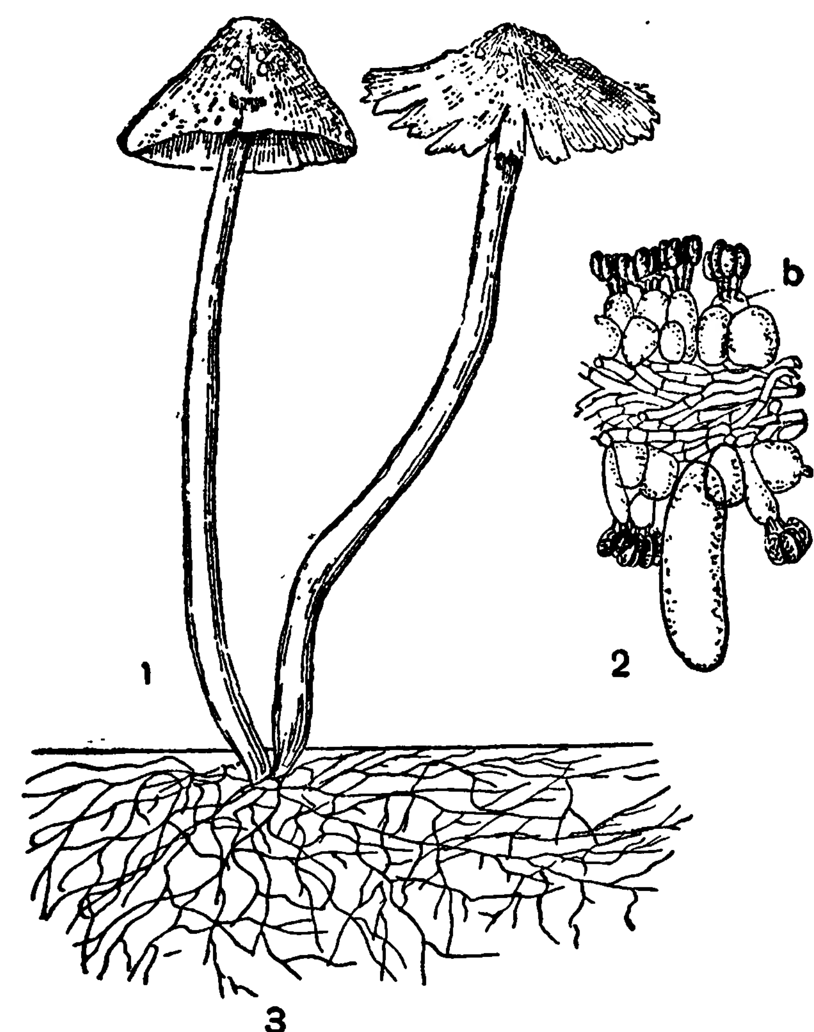


Рис. 3. Coprinus. *1* — плодовое тело с остатками диплоидного мицелия у основания ножки; *2* — базидии (*b*) с 4 базидиоспорами каждая.

Полиморфизм. Из всех указанных органов — мицелия и органов спороношения — первый построен настолько однообразно, что идентификация гриба по нему большей частью совершенно невозможна. Характерные признаки приходится поэтому искать во вторых. Однако один и тот же гриб может иметь их несколько: половые спороношения и бесполые, притом последних нередко целый ряд (до 5—6) и иногда весьма различных. Благодаря этому гриб может в корне менять свою физиономию на разных стадиях, так что, если бы не знать генетической связи между ними, то их пришлось бы принять за совершенно разные организмы. Раньше обыкновенно так и делалось. Например, конидиальные спороношения разобранного выше в качестве примера Aspergillus назывались Aspergillus glaucus, а сумчатые — Eurotium herbariorum. Также для представителей современного рода ржавчинных грибов, Puccinia, одно спороношение носило название Spermogonium, другое — Aecidium, третье — Uredo, четвертое — собственно Puccinia, — и все это не в качестве стадий развития одного и того же организма, а в качестве самостоятельных даже родов. Позднее, при изучении полного цикла развития и установлении генетической связи спороношений, эти названия утратили прежний смысл и, если сохранились иногда, то лишь для обозначения того или иного спороношения (например, в приведенном выше примере ржавчинных грибов — названия Aecidium, Uredo и др.).

Это явление — способность грибов менять свой внешний вид в состоянии разных спороношений — получило название полиморфизма, или плеоморфизма их.

Значение для идентификации грибов разных спороношений. Ввиду указанного полиморфизма встает вопрос, насколько то или иное спороношение может характеризовать данный гриб. Здесь приходится различать органы бесполого и полового спороношений. Поскольку дело касается первых (бесполых), то в некоторых случаях они вполне типичны для данного круга форм и не повторяются у других. Таковы, например, спорангии у мукоровых.

То же, пожалуй, хотя и не с такой точностью, можно сказать относительно

конидиеносцев Aspergillus и некоторых других. Однако очень часто бесполые спороношения не достаточно характерны для установления систематического положения гриба. Таковы, например, конидиеносцы так называемого типа Oedocephalum, похожие отчасти на Aspergillus, но отличающиеся тем, что конидии сидят на вздутом кончике конидиеносца не цепочками, а в один только этаж. Они встречаются у Peziza vesiculosa из аскомицетов, у Fomes annosus из базидиомицетов (трутовиков), у Cunninghamella из мукоровых, у Basidiophora из пероноспоровых, а, кроме того, существует еще немало форм с такими же конидиеносцами, у которых неизвестны, кроме них, иные спороношения и которые причисляются поэтому к группе несовершенных грибов (Fungi imperfecti) (рис. 4, *1*). Другой пример: похожие на Oedocephalum, но не вздутые на конце конидиеносцы типа Botrytis известны у многих несовершенных грибов (не имеющих, кроме них, других спороношений); кроме того, они развиваются как бесполое спороношение у сумчатого гриба Sclerotinia fuckeliana (рис. 4, *2*), тогда как у многих других видов того же рода Sclerotinia бесполые спороношения совсем иного рода, в виде так называемой Monilia (цепочка конидий на коротком конидиеносце). Если бы основываться здесь на бесполых спороношениях, то пришлось бы разбить очень характерный и хорошо отграниченый род Sclerotinia. Наоборот, половые спороношения оказываются очень характерными не только для идентификации данного гриба, но и для установления его филогенетических отношений. Поэтому они кладутся в основу изучения, и на основании их производятся систематические группировки.

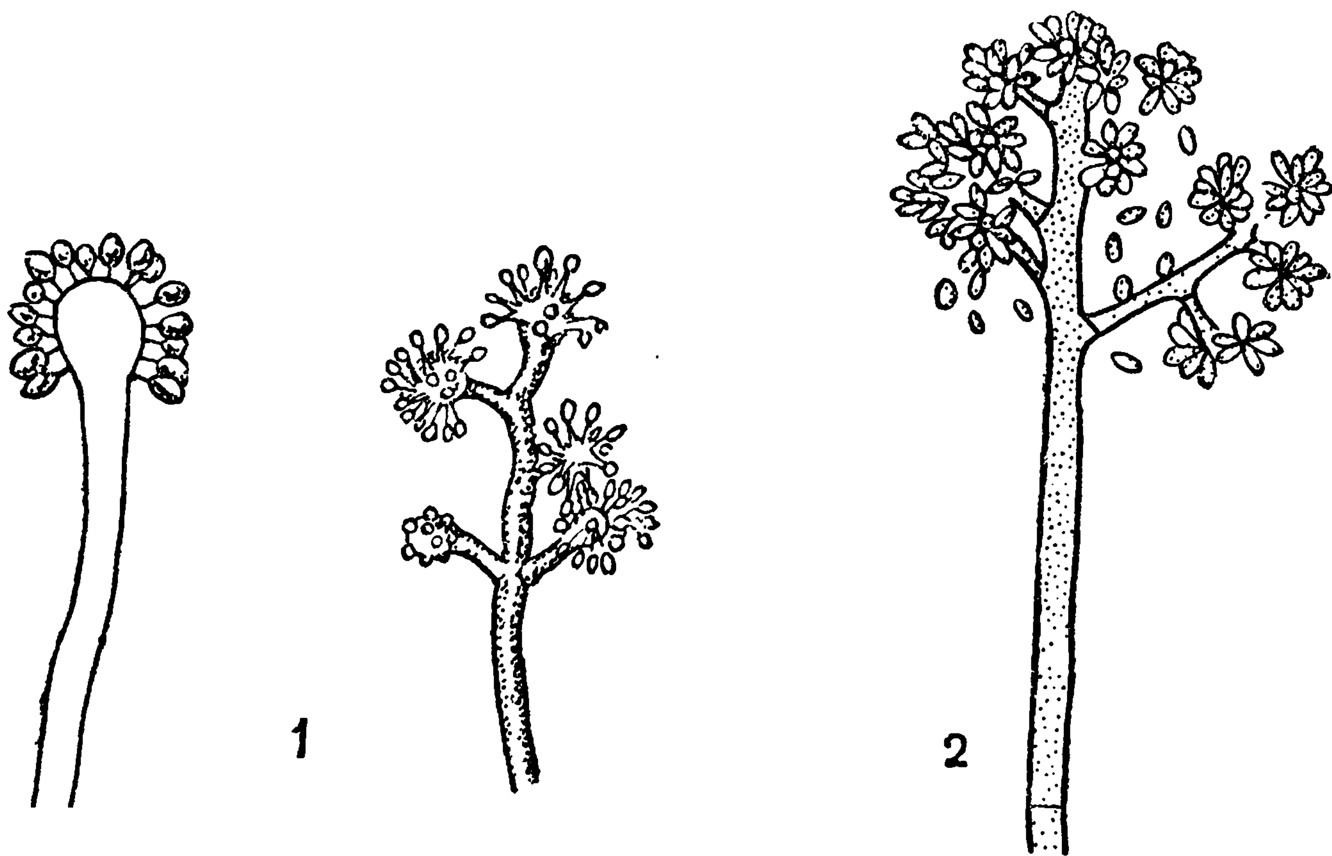


Рис. 4. Конидиеносцы: *1* — типа Oedocephalum; *2* — Botrytis.

Половое воспроизведение. Ввиду того, что половое воспроизведение грибов весьма своеобразно и у многих изменило свою первоначальную форму, для понимания необходимо вкратце остановиться здесь на его цитологической основе. Типичный половой процесс в основе своей имеет слияние двух клеток (гамет) и их клеточных ядер. Получившееся при этом копуляционное ядро содержит двойное число хромозом и называется диплоидным. В известный момент развития, разный для разных организмов, диплоидное ядро претерпевает редукционное деление, которым снова восстанавливается гаплоидное число хромозом. Таким образом, для каждого организма, имеющего половой процесс, характерно, что в его цикле развития имеется чередование гаплоидного и диплоидного состояний, или ядерных фаз (от копуляции до редукции — диплоидная фаза, от редукции до новой копуляции — гаплоидная).

Если подойти с этой точки зрения к половому воспроизведению грибов, то можно заметить следующее: у низших грибов (архимицетов и фикомицитов) непосредственным результатом оплодотворения является зигота, имеющая характер покоящейся споры. При прорастании ее копуляционное диплоидное ядро (или ядра, если как у Mucor оплодотворение заключалось в слиянии двух многоядерных клеток) делится редукционным способом, благодаря чему восстанавливается гаплоидное число хромозом. Таким образом, здесь диплоидная фаза представлена только покоящейся зиготой, и вся активная жизнь гриба проходит в гаплоидном состоянии.

У аскомицетов мы также наблюдаем оплодотворение. Однако при этом за

слиянием половых клеток, или цитогамией (вернее плазмогамией) не следует сейчас же слияния их ядер, или кариогамии. Мужские и женские ядра в оплодотворенном женском половом органе (архикарпе) только сближаются попарно друг с другом, образуя так называемые синкарионы, или дикарионы.

При разрастании половых органов и развитии из них аскогенных гиф дикарионы размножаются, причем в ряде случаев прослежено, что оба ядра делятся строго одновременно и параллельно друг другу. В молодой сумке происходит слияние этих двух ядер дикариона в одно копуляционное диплоидное ядро. Оно затем сейчас же претерпевает редукционное деление, так что аскоспоры содержат уже гаплоидные ядра и прорастают в гаплоидный мицелий. Часть этого цикла развития от плазмогамии до кариогамии может быть отождествлена с диплоидной фазой, так как каждый содержащийся здесь дикарион ведет себя как нечто единое и содержит двойное число хромозом. Поэтому по существу является второстепенным моментом, что они заключены здесь в две ядерные оболочки, а не в одну. Таким образом, у аскомицетов чередование ядерных фаз выражается в следующем: от аскоспор до плазмогамии идет гаплоидная фаза; от плазмогамии до кариогамии в сумке — диплоидная фаза, или, как ее называют еще по характерному строению ядерного аппарата, дикариофит. В отличие от низших грибов диплоидная фаза представлена здесь не покоящимся состоянием (зигоспорой), а имеет известное разрастание и размножение своих ядер. Однако преобладание в цикле развития имеет все-таки гаплоидная фаза, так как на ее долю приходится не только вегетативный мицелий, могущий неограниченно размножаться путем образования бесполых спороношений, но и значительная часть сумчатого плодового тела (вся оболочка его и часть внутренней массы, кроме аскогенных гиф и молодых сумок). Нужно отметить еще, что у многих аскомицетов слияния половых клеток совсем не происходит, но всегда тем или иным образом (апогамия; см. стр. 43) происходит образование дикарионов и развитие аскогенных гиф, так что характер смены ядерных фаз при этом по существу не изменяется.

Что касается, наконец, базидиомицетов, то у них совершенно неизвестно образования половых клеток. Базидиоспоры здесь, как и аскоспоры, гаплоидны. При прорастании они дают гаплоидный, или первичный мицелий, который может размножаться бесполым путем, но в общем имеет непродолжительное существование и вскоре заменяется диплоидным, или вторичным мицелием. Последний возникает в результате анастомозов и слияний гиф одного первичного мицелия или чаще двух разных (см. стр. 56). Через анастомоз переходит ядро из одной клетки в другую, в результате чего получаются первые двуядерные клетки с дикарионами. Они затем разрастаются в целый мицелий, сложенный из таких двуядерных клеток (при этом, конечно, дикарионы размножаются подобно тому, как и в аскогенных гифах). Этот вторичный мицелий, относящийся к диплоидной фазе (дикариофит), обычно имеет более продолжительное существование и часто бывает даже многолетним. За счет его полностью слагается все плодовое тело. В развивающихся на нем базидиях, так же как и в сумках, происходит, наконец, слияние ядер дикариона, и копуляционное ядро сейчас же делится затем редукционным образом, так что развивающиеся на базидии базидиоспоры содержат уже по одному гаплоидному ядру. Базидиоспора снова прорастает в первичный гаплоидный мицелий. Таким образом, и у базидиомицетов мы имеем ясную смену ядерных фаз: от базидиоспоры до возникновения первых дикарионов — гаплоидная фаза; от первых дикарионов через весь вторичный мицелий и все плодовое тело до базидий — диплоидная фаза, цитологически представленная, как и у аскомицетов, в виде дикариофита, но в отличие от них здесь преобладающая. Из приведенного видно, что базидиальное спороношение, подобно сумчатому стоящее в связи со сменой ядерных фаз (рис. 5), является по существу выражением половой функции. Поэтому оно вместе с половыми спороношениями других грибов привлекает особое внимание миколога, так как здесь находят наиболее надежные указания на филогенетические отношения и эволюцию изучаемых групп.

Однако было бы односторонним ограничиваться только статическим изучением половых спороношений. Истинная природа всякого организма лучше выясняется в его динамике, особенно в **индивидуальном развитии**, или **онтогенезе**. Особенное значение имеет такой подход для грибов с их часто очень сложным циклом развития. Поэтому современное морфолого-систематическое изучение грибов, дающее в первую очередь основу для понимания их истинной природы и филогенетических взаимоотношений, ставит

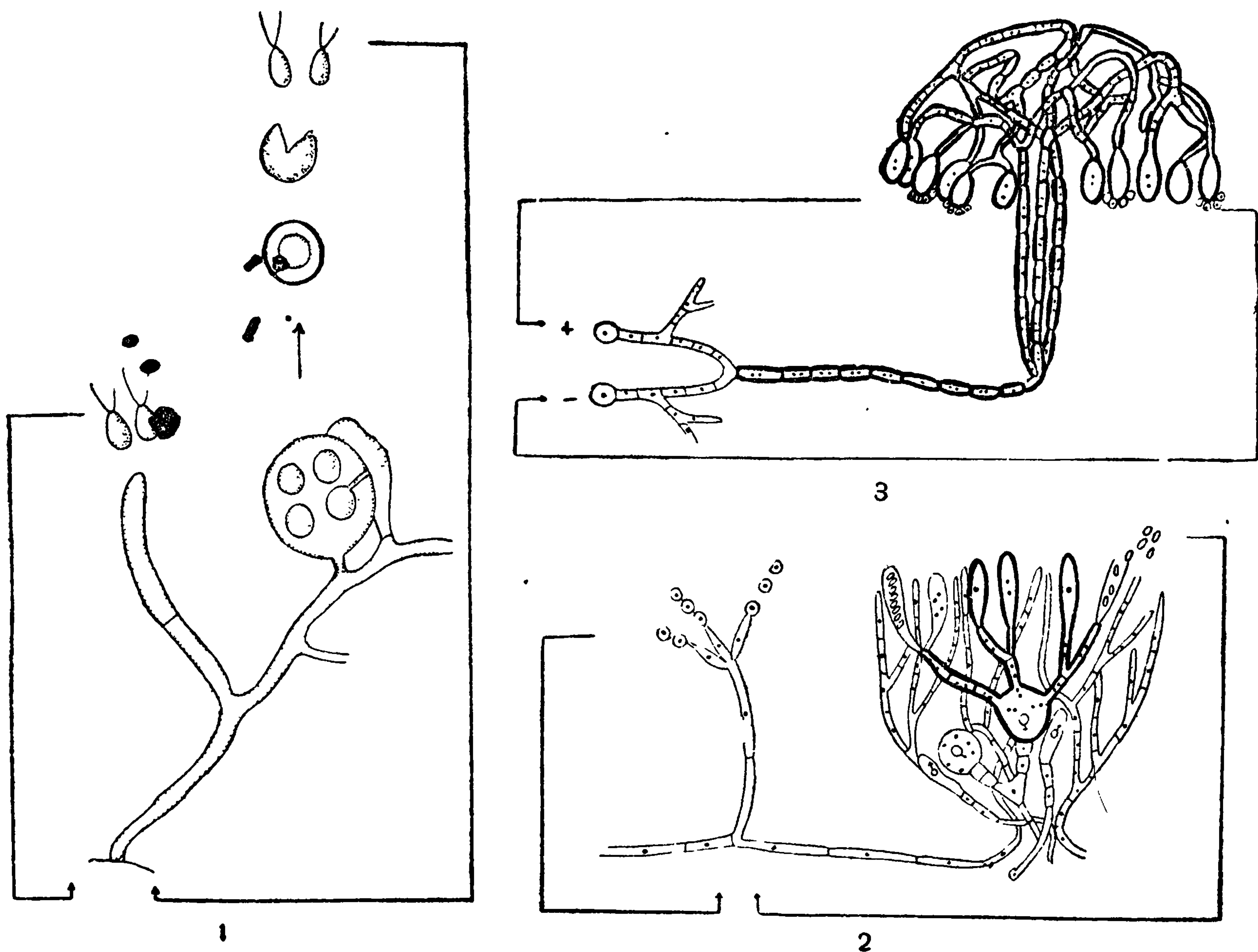


Рис. 5. Схемы смены ядерных фаз: *1* — у фикомицетов; *2* — у аскомицетов, *3* — у базидиомицетов. Тонкий контур — гаплоидная фаза, жирный—диплоидная фаза.

перед собой более сложные задачи: выяснение полного цикла развития с учетом цитологических явлений и сравнительное изучение не только строения, но и развития как вегетативных органов, так и различных спороношений, образующихся в той или другой фазе развития.

ЛИТЕРАТУРА

Основные руководства по микологии

De Bary A., 1884. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze etc. Классическое сочинение, не утратившее своего значения и до настоящего времени.

Gäumann E., 1926. Vergleichende Morphologie der Pilze, стр. 1—626. Наиболее обширная современная сводка по морфологии грибов, полагающая в основание цитологические данные. То же в английском переводе с дополнениями:

Gäumann and Dodge C. Comparative Morphology of Fungi, 1928.

Bessey E. A. 1935. A text book of Mycology, стр. 1—495. Более краткое, чем Gäumann, современное руководство по морфологии и систематике грибов. Широко использована новейшая литература. Обширная библиография, особенно литература для определения грибов. В области систематики некоторые установки отличаются от общепринятых.

Gwynne-Vaughan H., 1922. Fungi (Ascomycetes, Ustilaginales, Uredinales). Преобладание цитологических данных.

Gwynne-Vaughan and Barnes, три издания (1927, 1930, 1938). The Structure and Development of Fungi. Более краткое руководство того же характера, как и предыдущее, но охватывающее все грибы. Есть перевод Коршикова на украинский язык. Харьков 1931.

Ячевский А. А., 1933. Основы микологии; стр. 1—1036. Очень подробная сводка по ряду общих вопросов микологии. Задумана, повидимому, как часть многотомного труда, но остановилась на этом первом томе из-за смерти автора. Ценна особенно обилием справочного материала и обширнейшей библиографией, в том числе и русских работ, которые часто трудно поддаются учету вследствие разбросанности в разных и случайных изданиях.

Lotsy J. P., 1907. Vorträge über botanische Stammesgeschichte, Bd. I. Крайняя полифилетическая точка зрения на происхождение грибов. Преобладание цитологических данных. Сейчас уже устарело.

Tavel F., 1892. Vergleichende Morphologie der Pilze. Изложение учения Брефельда.

Zopf W., 1890. Die Pilze (в Schenk's, Handb. d. Botanik). Ценно особенно физиологическими и биологическими данными, хотя и значительно устарело.

Кроме того, как систематический справочник: Engler u. Prantl, Natürliche Pflanzenfam. B. I, 1, изд. 1-е, 1897—1900; изд. 2-е. с 1928 г. (еще не закончено).

Определители.

Ячевский А. А., 1913 и 1917. Определитель грибов, т. I и II (изд. 2-е). Наиболее распространенный у нас определитель для предварительной ориентировки. Число приводимых видов недостаточно.

Ячевские А. А. и П. А., Определитель грибов, изд. 3-е, т. I, Фикомицеты, 1932. Значительно более подробная обработка, чем во 2-м издании.

Lindau G., Krypt.-Flora für Anfänger, B. 1 и 2 — Die mikroskopischen Pilze. B. 3 — Die höheren Pilze.

Rabenhorst's Krypt.-Flora von Deutschland etc. Pilze (ряд томов разных авторов под общим отделом: «Erster Band»). Важнейший определитель и для нашей страны.

Saccardo P. A., 1882—1931. Sylloge Fungorum, vol. I—XXV. Необходимое пособие для более специальных работ по систематике грибов, установления новых видов и пр.

Thome-Migula., Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und Schweiz, 2-te Aufl., Bd. 8, 9, 10, 11.

Kryptogamen-Flora v. Mark Brandenburg; ряд томов разных авторов, посвященный грибам. Очень ценное пособие, но еще не законченное.

Kryptogamen-Flora der Schweiz. Ряд томов по отдельным группам грибов.

Bourdot et Galzin., 1927. Hymenomycètes de France.

Глава I

КЛЕТКА И ТКАНИ

КЛЕТКА

Клетка грибов почти всегда одета твердой оболочкой; исключением являются зооспоры, а у миксохитридиевых — также и вегетативные состояния, представленные голой протоплазмой.

Оболочка на молодых клетках обыкновенно тонкая, бесцветная и бесструктурная и остается иногда такой до конца (особенно в мицелии). В других случаях наблюдаются часто дальнейшие ее изменения в виде утолщения, появления слоистости, отложения пигментов и инкрустаций и т. д., благодаря чему оболочка может получать иногда довольно сложную структуру (особенно в спорах и в меньшей степени в вегетативных клетках).

Утолщение оболочек вегетативных клеток происходит изнутри и является почти всегда сплошным. При значительном развитии оно может вести к заметному сужению и даже местами к облитерации клеточной полости. Такие утолщения наблюдаются в частях, отличающихся особой прочностью, например в твердых деревянистых плодовых телах некоторых трутовиков, в мицелиальных тяжах домового гриба (Merulius lacrymans), а также в клетках-ножках некоторых спор, например телейтоспор некоторых ржавчинных грибов и др. Лишь в виде исключения наблюдаются внутренние местные утолщения, например, иногда в гифах сапролегниевых или «сосудистых гифах» тяжей домового гриба — в виде неправильных внутренних бугров и бородавок, или в капиллиции Battarea — в виде довольно правильных колец и спиралей (рис. 6, *1* и *2*). В утолщенной оболочке нередко можно различить наружный (первичный) слой и внутренний (слой утолщения). Часто они заметны только при действии веществ, вызывающих разбухание (серная кислота и др.); при этом выявляется большая стойкость наружного слоя, где нередко имеется кутинизация. Первоначально бесцветная оболочка с возрастом часто пигментируется большей частью в бурые, иногда почти черные тона, реже в яркие, как

голубой у Barlaea (Plicariella) fulgens, зеленый у Chlorosplenium aeruginosum и др. (см. пигменты грибов стр. 64). Кроме настоящего утолщения оболочки, происходящего изнутри, у грибов нередко наблюдается ослизнение и разбухание в воде наружных частей ее. Это явление очень широко распространено и для некоторых групп особенно типично (например у Tremellales). При сближении таких ослизненных гиф их слизистые чехлы склеиваются часто до полной потери собственных контуров, так что, например, микроскопическое исследование в воде плодовых тел Tremella показывает гифы, одетые твердыми (внутренними) оболочками, рыхло проходящие в общей массе бесструктурной слизи. Последняя иногда окрашивается пигментами, например красным в верхних слоях шляпки мухомора (Amanita muscaria) или желтым у Boletus luteus.

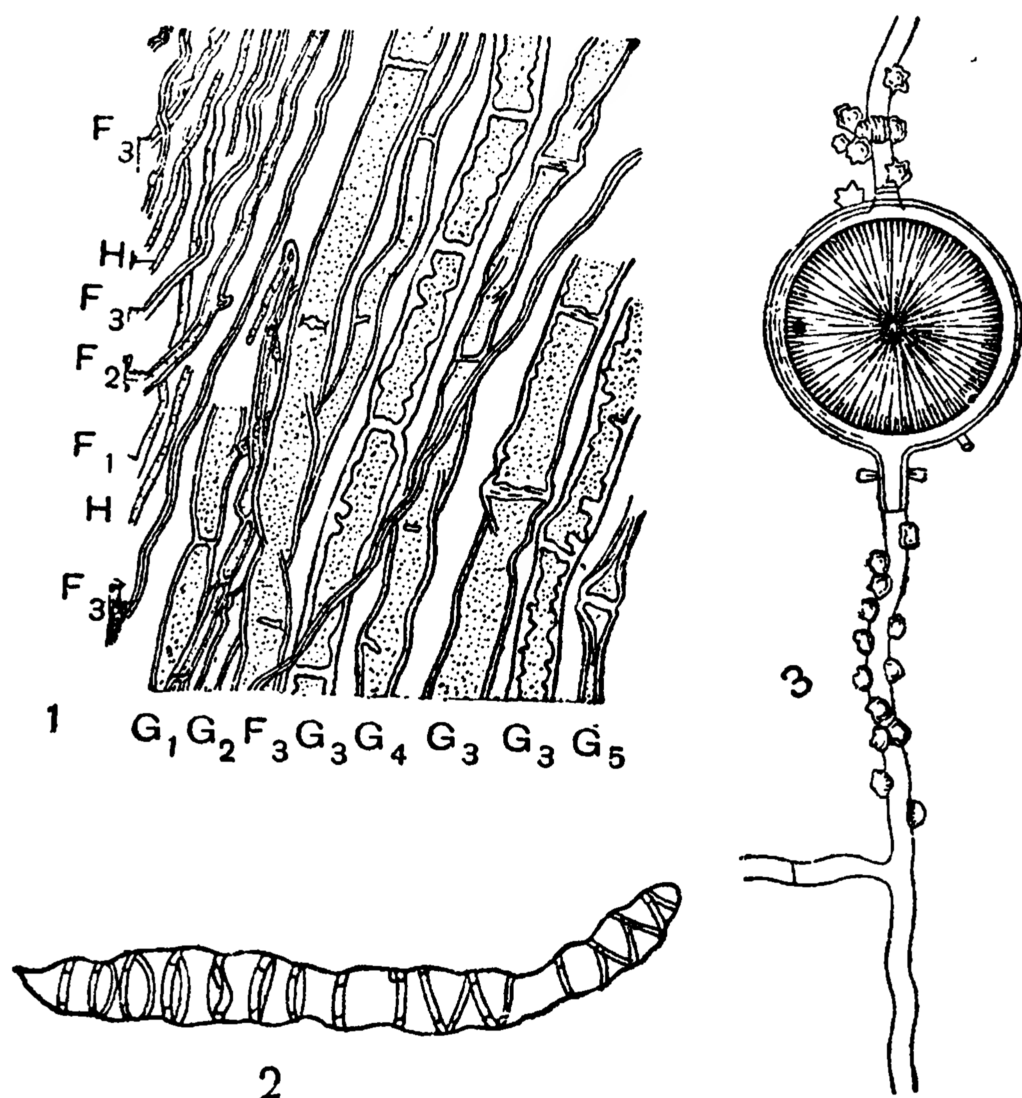


Рис. 6. *1* — Merulius, гифы из тяжа, *H* — обыкновенные вегетативные гифы; *F* — механические гифы с утолщенными стенками, *G* — сосудистые гифы с неравномерно утолщенными стенками; *2* — Battarea, клетка капиллиция; *3* — Mutinus caninus, гифа с сферокристаллом оксалата внутри и отдельными кристаллами на поверхности.

По химической природе грибные слизи представляют преимущественно производные маннозы[1].

Состав клеточной оболочки. Что касается состава твердой клеточной оболочки, то в основе своей она сложена из углеводов. При этом у оомицетов она обыкновенно дает посинение от хлорцинкиода и должна рассматриваться как целлюлоза. Иногда к ней (у пероноспоровых) примешивается в значительном количестве каллеза.

Что же касается мукоровых и всех высших грибов (аскомицетов и базидиомицетов), то клеточные оболочки у них имеют, повидимому, в основе какое-то видоизменение целлюлозы, называемое иногда метацеллюлозой. Особенно же характерно, что к этой углеводной основе присоединены еще азотистые вещества, сходные с хитином насекомых.

Следует отметить, что у многих сумчатых грибов оболочки сумок синеют от иода подобно крахмалу. Предполагается, что они состоят из углеводов, близких к изолихинину, изомерному с крахмалом и более определенно изученному у некоторых лишайников. Благодаря этому клеточная оболочка высших грибов не растворяется в реактиве Швейцера, не дает реакций с хлорцинкиодом и т. д. Как у высших, так и у многих низших грибов оболочка нередко еще кутинизирована, а в спорах, кроме того, пропитана еще жиром или воском, благодаря чему плохо смачивается водой. Лигнина и суберина в оболочках грибов не было обнаружено с достаточной убедительностью, хотя плодовые тела некоторых трутовиков весьма напоминают по своей консистенции древесину или пробку (у Daedalea quercina, по некоторым указаниям, имеется опробковение оболочек).

Оболочка нередко инкрустируется оксалатом кальция, или в виде отдельных неправильной формы кристалликов (в мицелии очень различных грибов), или в виде тесного слоя игольчатых кристаллов (рис. 1, *2* и рис 6, *3*).

Протоплазма грибов не обнаруживает в своем строении существенных особенностей. В молодых клетках или в растущих кончиках гиф неклеточного мицелия фикомицетов она заполняет почти сплошь всю полость, однако в ней удается обнаружить путем прижизненной окраски мельчайшие вакуоли то

---
[1] Zellner, Sitzungsber, d. Wiener Akad. 1917, v. 126.

в виде округлых пузырьков (у высших грибов), то в виде узких анастомозирующих друг с другом канальцев (у фикомицетов, например у Saprolegnia, рис. 7, *1*). В более взрослых частях протоплазма редуцирована до тонкого стенкоположного слоя, а центр клетки занят крупной вакуолей, через которую проходят нередко в разных направлениях тонкие протоплазменные тяжи и пленки (например в крупных клетках сочных плодовых тел гименомицетов).

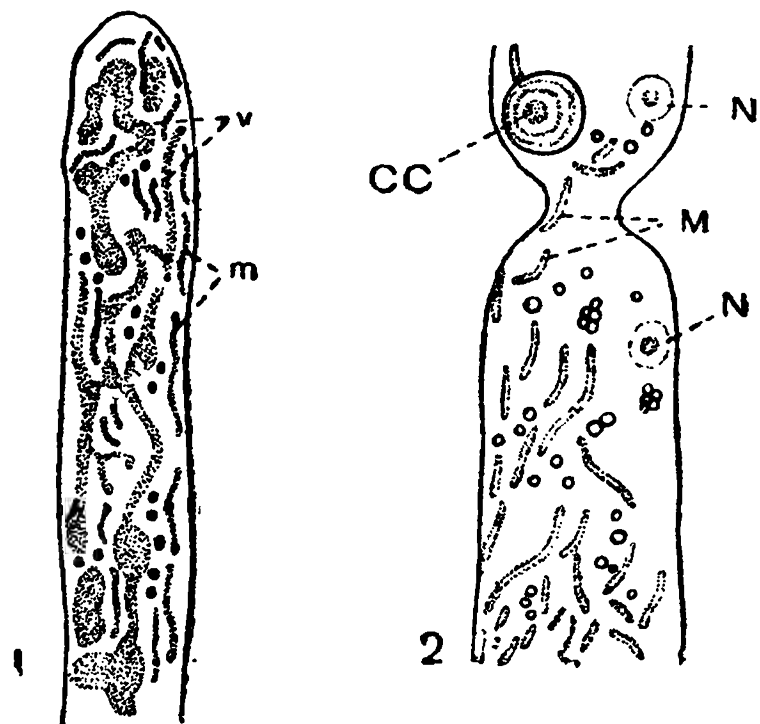


Рис. 7. *1* — Saprolegnia, кончик нити, прижизненно окрашенный «нейтральной красной» краской. Видны вакуоли (*v*) в виде анастомозирующих каналов и хондриозомы в виде слегка изогнутых палочек (*m*); *2* — Leptomitus, часть нити; *CC* — целлюлиновые тела; *N* — клеточные ядра, *M* — хондриозомы.

В узких цилиндрических клетках гиф центральная вакуоля перегораживается обыкновенно поперечными протоплазменными диафрагмами на ряд более мелких, расположенных в ряд по длине клетки.

У некоторых грибов протоплазма обнаруживает движение внутри клеточной оболочки. Особенно это наблюдается у мукоровых с их лишенным перегородок неклеточным мицелием. При этом ток ее направлен преимущественно к верхушечным растущим частям и достигает значительной скорости (до 3 *мм* в минуту). Часть притекающих таким образом веществ потребляется на месте роста, а вода, повидимому, в значительной массе выдавливается через оболочку наружу. Движение протоплазмы наблюдается иногда в многоклеточном мицелии, например у некоторых дискомицетов. Оно направляется также преимущественно акропетально и идет через не вполне замкнутые поперечные перегородки, пока по середине их имеется еще достаточно широкое отверстие, или пора (рис. 8).

Содержащийся в вакуолях клеточный сок, как и в других растительных клетках, представляет в основном водный раствор различных веществ, как, например, сахаров, органических кислот и их солей, белковых веществ и др. Благодаря своим осмотическим свойствам водного раствора он обусловливает тургор клетки и вместе с тем имеет значение вместилища запасных питательных веществ и продуктов обмена.



Рис. 8. Гифа Pyronema confluens, движение протоплазмы (стрелки) через поры поперечных перегородок.

В клеточном соке могут находиться также оформленные, нерастворимые в воде включения в виде кристаллов, капель масла и др. В огромном большинстве случаев клеточный сок совершенно бесцветен и лишь у немногих представителей содержит растворимые красноватые пигменты, близкие к антоцианам.

Включения в протоплазму. Никаких пластид, не только окрашенных, но и бесцветных лейкопластов грибы никогда не содержат, но в протоплазме их при соответственной обработке обнаруживаются хондриозомы большей частью в виде изогнутых палочек (хондриоконты) (рис. 7 и 9). Согласно главным образом исследованиям Guillermond, много работавшего в этой области, хондриозомы у грибов несут некоторую функцию, аналогичную пластидам у высших растений. Именно в них отлагаются сначала тельца метахроматина, затем освобождающиеся в протоплазму и из нее переходящие в вакуоли. Метахроматин, называемый также волютином, представляет очень характерный запасный продукт в клетке грибов (также бактерий и некоторых водорослей) и имеет, судя по всему, протеиновый характер, представляя соединение

нуклеиновой кислоты с каким-то органическим основанием. Он окрашивается ядерными красками, но в несколько иной тон (метахромазия) и особенно характеризуется прижизненной окраской от метиленовой сини (рис. 9).

Из других запасных продуктов в клетках грибов широко распространены капельки жира и гликоген. Они образуются в протоплазме, но могут затем переходить из нее в клеточный сок.

Жировые вещества, или липоиды, нередко скопляются в протоплазме в очень мелко распыленном состоянии, как бы пропитывая ее и придавая ей при этом более блестящий стекловатый вид. В дальнейшем эти вещества могут сливаться в более крупные уже различаемые под микроскопом блестящие капельки, которые или остаются в протоплазме, или выпадают из нее в вакуоли.

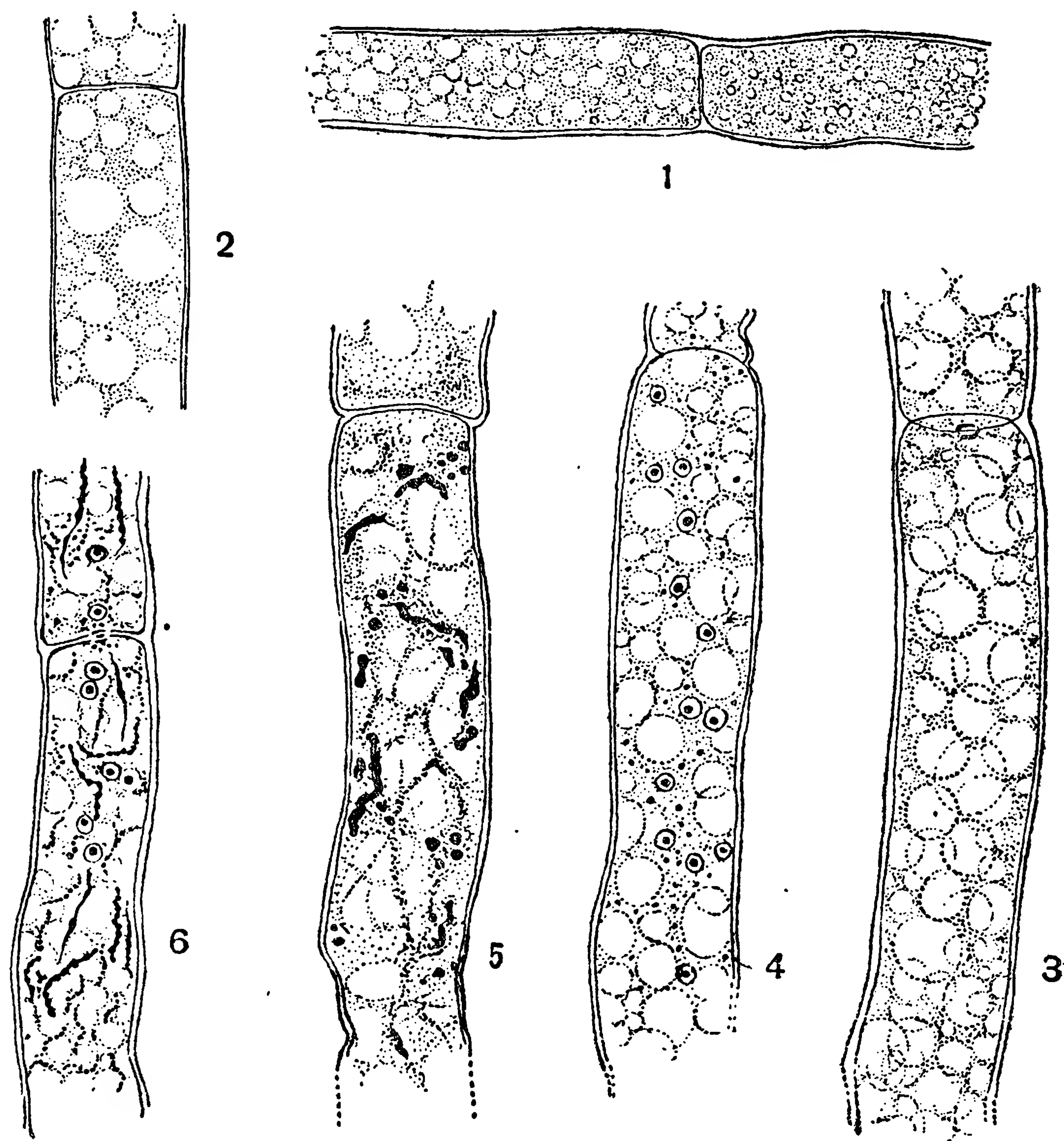


Рис. 9. Строение клетки в мицелии Sclerotinia libertiana. *1—3* живые клетки; *4—6* фиксированные и окрашенные. *1* — правая клетка молодая (вторая от вершины гифы) — протоплазма с очень мелкими вакуолями; левая клетка—более взрослая с более крупными вакуолями в протоплазме; *2* — более взрослая стадия; вакуоли еще крупнее; *3* — еще более взрослая клетка, обильные крупные вакуоли придают протоплазме пенистый вид; *4* — окрашенные ядра в клетке, соответствующей по возрасту рис. 2; *5* — окраска хондриозом в клетке того же возраста; *6* — одновременная окраска ядер и хондриозом в клетке того же возраста.

Такой процесс обособления жировых капелек ускоряется при некоторых неблагоприятных воздействиях на клетку (например при изменении реакции среды) вследствие чего такие пострадавшие подавленные клетки обнаруживают особенно большое количество жировых капелек в вакуолях, а первоначальная конфигурация протоплазмы в них при отдаче значительного количества липоидов нарушается. Такое явление носит специальное название л и п о ф а н е р о з а. И без специальных экспериментов его легко наблюдать в старых культурах грибов или в грибах, находящихся в неблагоприятных условиях среды.

В других случаях жир с самого начала отлагается в виде более крупных капелек, не переходя через мелко распыленное состояние.

Также и гликоген отлагается в протоплазме в мелко раздробленном состоянии коллоидного раствора. Пропитывая известные участки протоплазмы, например в молодых сумках, он придает им блестящий стекловатый вид, напоминающий отчасти скопление липоидов. Однако присутствие гликогена легко обнаруживается при действии раствором иода, дающего с ним красно-бурое окрашивание. Попадая в вакуоли, гликоген и в них остается обыкновенно в виде коллоидного раствора и обнаруживается действием иода.

Из других оформленных включений в клетке можно указать на белковые кристаллы, встречающиеся, например, часто у Mucoraceae и некоторых других, преимущественно низших грибов. Они могут находиться как в протоплазме, так и в вакуолях.

Далее можно отметить целлюлиновые тела (у Leptomitus, рис. 7, *2*) и фиброзиновые тела (в конидиях Erysiphaceae). Состав их неизвестен. Фиброзиновые тела играют роль запасного продукта, так как при прорастании конидии они исчезают.

В клетках плодовых тел многих трутовиков и других часто наблюдается отложение смолы в виде бесформенных бурых телец. Смола здесь — продукт отброса. В мелко раздробленном состоянии она содержится также в млечных гифах видов Lactarius и других.

Кристаллы оксалата кальция, столь обычные на поверхности клеточной оболочки, внутри клетки встречаются крайне редко (малое поступление Ca внутрь клетки). Они известны, например, в клетках плодового тела Russula и особенно в мицелии Mutinus. У последнего они образуют нечто вроде крупного сферокристалла, растягивающего клетку (рис. 6, *3*).

Рис. 10. Saprolegnia. Окраска ядер. *1* — растущий кончик гифы; *2* — средняя часть той же гифы.

Ядро. У грибов встречаются как одноядерные клетки, так и многоядерные. Низшие грибы, как мукоровые, сапролегниевые и другие с сильно развитым неклеточным мицелием, содержат в нем очень большое количество клеточных ядер (рис. 10). Наоборот, хитридиевые большей частью одноядерны. Строго одноядерны среди аскомицетов клетки у всех Erysiphaceae (рис. 11, *1*). То же изолированно встречается у представителей других групп. Однако гораздо чаще среди аскомицетов встречаются формы с многоядерными клетками. Что касается базидиомицетов, то здесь обыкновенно больше определенности в числе клеточных ядер. Как правило мы имеем здесь или одноядерные или двуядерные клетки, причем те и другие характерны для разных стадий одного и того же гриба (см. смена ядерных фаз стр. 36) (рис. 11, *2—4*). Впрочем, у базидиомицетов первоначальная одноядерность (или двуядерность) в более старых клетках нередко сменяется на вторичную многоядерность.

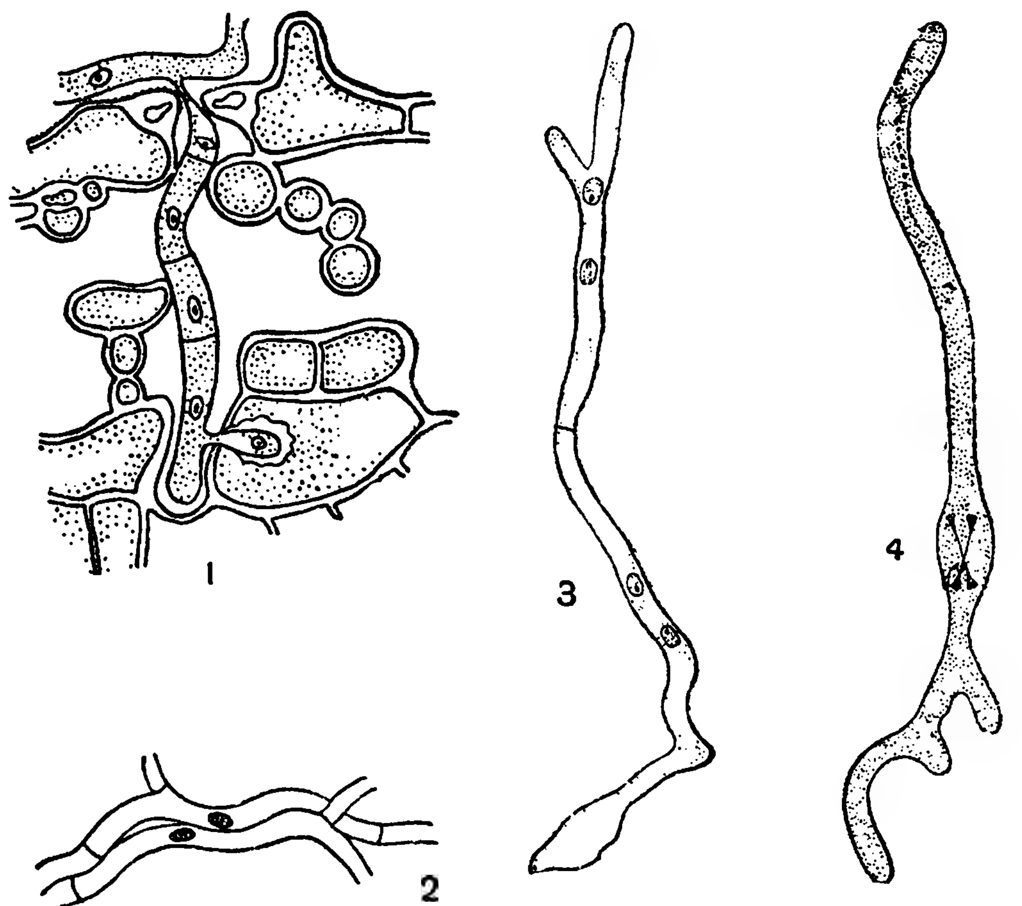


Рис. 11. *1* — Phyllactinia, клетки мицелия с гаусторией, все одноядерны; *2* — Uromyces scutellatus, одноядерные клетки мицелия; *3* — Corticium terrestre, мицелий из двух двуядерных клеток; *4* — Corticium terrestre, одновременное деление двух ядер двуядерной клетки (дикариона).

Размеры клеточных ядер у грибов большею частью весьма незначительны (2—3 μ в диаметре). Наиболее крупные ядра встречаются в органах, связанных с половым воспроизведением, например в базидиях и особенно сумках, где первичное копуляционное ядро нередко достигает 10 μ и даже более в поперечнике; сравнительно крупные ядра (и в вегетативных органах) имеет большинство Uredinales (рис. 12, *1*). Наоборот, Mucoraceae и Ustilaginales отличаются чрезвычайной мелкостью своих клеточных ядер (в среднем около 1—1,5 μ в диаметре) (рис. 12, *2*).

По форме ядра большею частью округлы или слегка вытянуты вдоль клетки. Строение их, поскольку его удалось изучить у сравнительно крупно-

ядерных форм, представляет следующую картину: более или менее густая хроматиновая сеть и обычно одно ядрышко, лежащее часто весьма эксцентрично и даже иногда как бы высовывающееся отчасти за пределы ядерной оболочки. Последняя не всегда ясно выражена (рис. 11, *2*; 12, *1*).

Что касается более мелких ядер, то строение их разобрать очень трудно. Часто они представлены в виде мельчайшего окрашивающегося тельца, окруженного светлым, лишенным структуры, двориком (рис. 12, *2*). Это тельце, лежащее большею частью центрально, обычно называется ядрышком, но не исключено, что в некоторых случаях оно представляет центральное скопление хроматина (т. е. ядро здесь кариозомного типа).

Деление ядер изучено главным образом в репродуктивных органах, особенно в развивающихся сумках и базидиях, где оно носит редукционный характер. В сумках наблюдается типичный мейозис с хорошо выраженными хромозомами, ахроматиновым веретеном и нередко с центрозомами на его полюсах и лучистыми фигурами, расходящимися от них в протоплазме. Фигура мейозиса формируется внутри ядерной оболочки, которая здесь вообще сохраняется обыкновенно очень долго, исчезая нередко только в телофазе (рис. 13). В базидиях имеют место такие же хорошо сформированные мейозы с тем отличием, что ядерная оболочка исчезает здесь большей частью уже во время профазы. Такие же вполне четкие митозы наблюдаются в развивающихся оогониях сапролегниевых и пероноспоровых. Что касается вегетативной области, то здесь деление ядер изучено крайне слабо. Оно нередко здесь носит примитивный, или упрощенный характер: ахроматиновое веретено деления выражено плохо, и самые хромозомы не обособляются с ясностью друг от друга. Однако при их расхождении в телофазе вырисовываются и долго сохраняются затем соединительные нити. На этой стадии хромозомы часто соединяются в две группы на каждом полюсе (рис. 14, *5*). Это и дало основание ряду преимущественно французских авторов прийти к заключению, что число хромозом у всех базидиомицетов очень постоянно и равно двум а у всех аскомицетов оно равняется четырем. Такое заключение, поддерживаемое кое-где и в современных французских работах, нужно признать ошибочным. Те красящиеся тельца, которые видны в телофазе вегетативного деления, нужно толковать не как отдельные хромозомы, а как результат их соединения, так сказать, как метахромозомы. Это следует, например, из изучения кариокинеза у Uredinales. В вегетативной области у них обычно можно наблюдать по паре хроматиновых телец на каждом полюсе телофазы, а в редукционном делении, где хорошо обособляются как ахроматиновое веретено, так и хромозомы, число последних оказывается значительно больше двух: у разных видов от 8 до 16 (рис. 14).

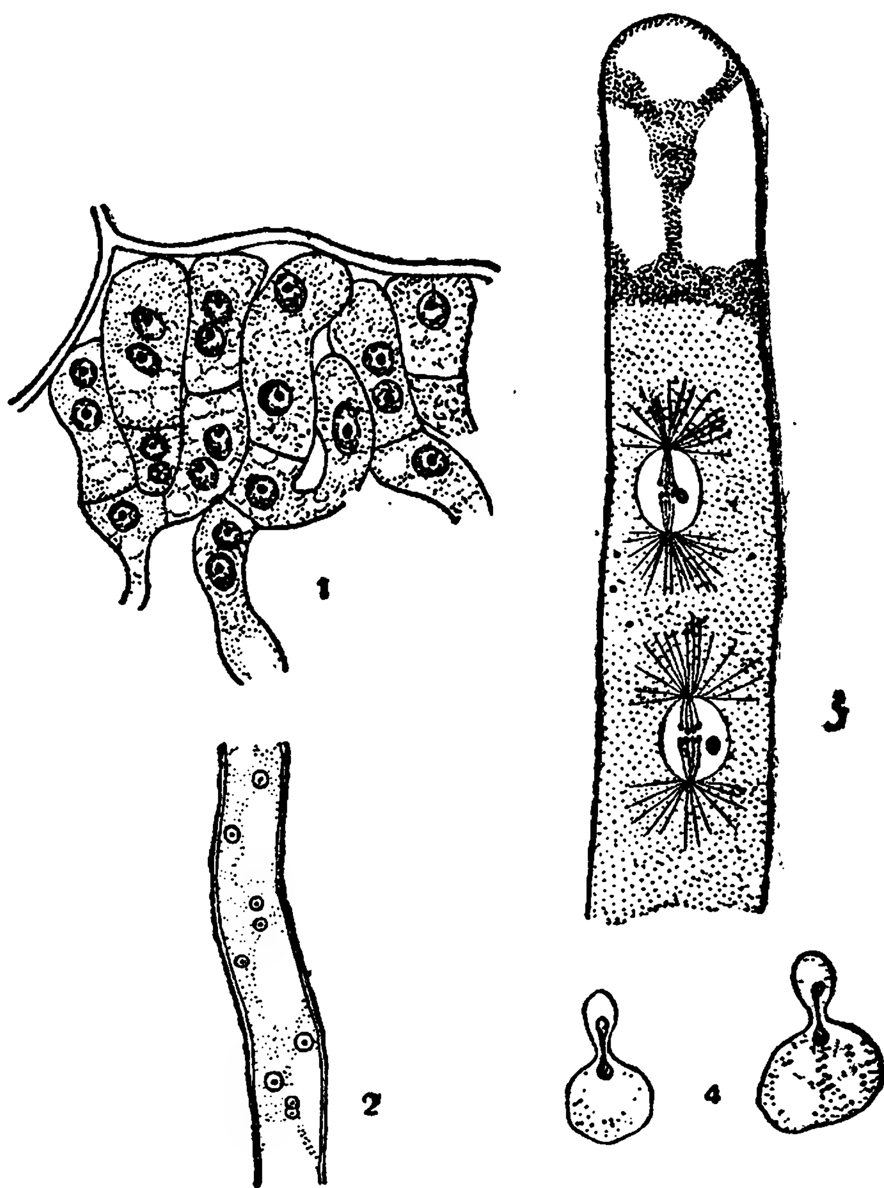


Рис. 12. *1* — Puccinia helianthi двуядерные клетки (увел. 750 раз); *2* — клеточные ядра в мицелии Mucor (увелич. 1500 раз); *3* — митозы в сумке Galactinia succosa; *4* — прямое деление ядра в почкующейся клетке дрожжей.

Также и у аскомицетов число хромозом в редукционном делении, где их легче можно сосчитать, оказывается различным у разных видов, и почти всегда значительно больше четырех (например у Pyronema гаплоидное число их равно 12).

Еще более упрощенные деления ядер в вегетативной области указываются у Entomophthoraceae и дрожжей. Здесь ядерная оболочка сохраняется до конца

деления, ахроматиновые нити не выражены, и ядро как бы просто перешнуровывается. Однако внутри его в это время происходят некоторые перегруппировки хроматина, как бы попытки к обособлению хромозом. Такое деление в известной мере напоминает амитоз. Еще более типичные амитозы описаны в старых уже дегенерирующих частях, например в колонках спорангиев мукоровых. Однако у сапролегниевых, по описанию Smith (1923), амитотически делятся молодые ядра в растущих кончиках гиф. Интересно, что у них же в развивающихся затем оогониях имеются вполне типичные митозы с ясно обособленными хромозомами. Таким образом, здесь имеется необычное цитологическое явление, что ядра, делившиеся сначала амитотически, восстанавливают затем в известный период типичные митозы. Обычно полагают, что амитоз имеет место только в дегенерирующих клетках, и митоз в них уже не восстанавливается. Довольно вероятно, что амитотические деления или только внешние, похожие на них, распространены в вегетативной области и у многих других грибов.

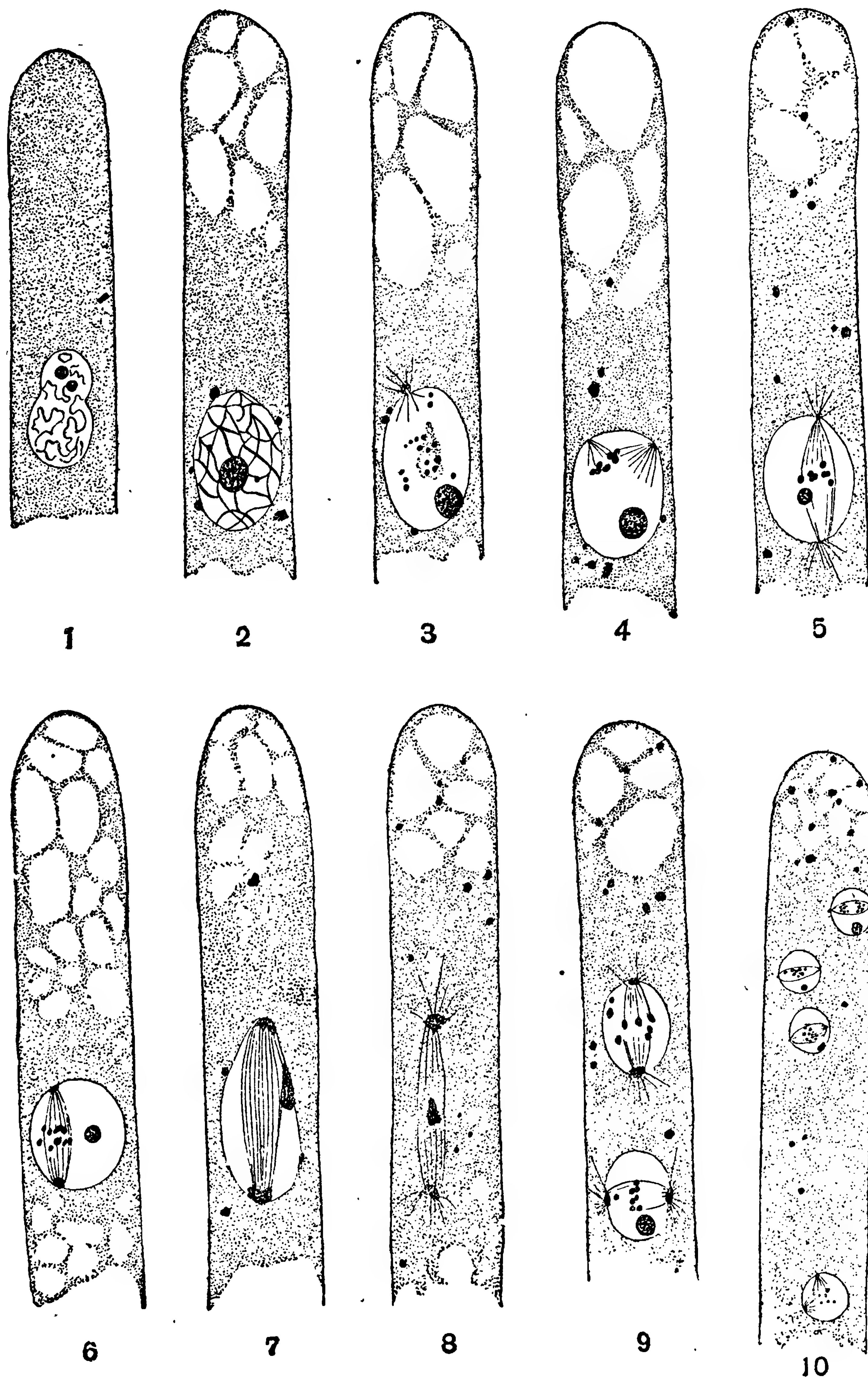


Рис. 13. Развитие сумки у Peziza. *1* — слияние гаплоидных ядер; *3—8*-стадии деления копуляционного ядра; *9* — второе деление; *10* — третье деление.

Интересно отметить еще характер ядерных делений в тех клетках базидиальных грибов и аскогенных гифах сумчатых, которые нормально являются двуядерными. Их ядерный аппарат, называемый дикарионом, или синкарионом, состоит из двух ядер, то сближенных друг с другом, то отдаленных. При наступлении деления ясно выступает динамическая связь между ними, выражающаяся в том, что оба ядра делятся строго одновременно. При этом, если, как это часто бывает, ядра в покоящемся состоянии лежат друг за другом по длине клетки, иногда даже в ее противоположных концах, то, приступая к делению, они сближаются, ложатся рядом в поперечном направлении и затем одновременно делятся, причем оси делений ориентируются обыкновенно вдоль

клетки (рис. 11, *4*). Когда образовавшиеся две пары ядер разойдутся и клетка разделится поперек на две, то каждая из них в результате указанного механизма получит по два ядра, не являющихся сестрами.

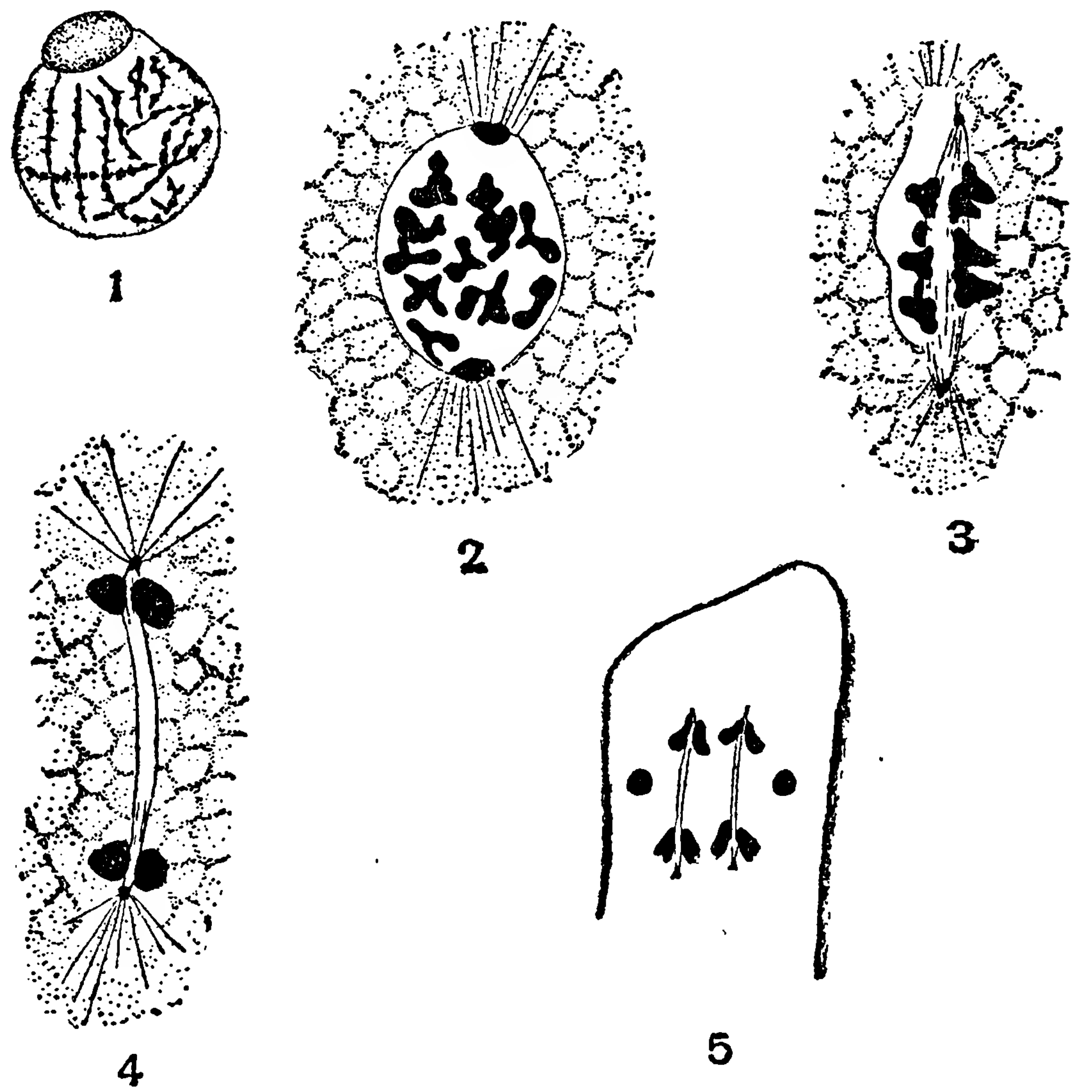


Рис. 14. Деление ядер у Coleosporium: *1* — копуляционное ядро телейтоспоры; *2* — профаза редукционного деления; *3* — мета-анафаза; *4* — телофаза; *5* — деление двух гаплоидных ядер (дикарион).

Деление клетки у грибов не столь тесно связано с делением ядра, как это наблюдается у большинства других растений. Это имеет место не только в многоядерных клетках, но и в нормально одноядерных Деление клетки может значительно отставать от деления ядра, благодаря чему на протяжении мицелия, состоящего из одноядерных клеток, могут нередко попадаться двуядерные (еще не успевшие разделиться) клетки. Цитологической основой указанного явления, может быть, является то, что, насколько это известно, при делении ядер у грибов никогда не образуется фрагмопластов, и самая клетка делится потом независимо от ядра путем врастания перегородки от периферии к центру. Эта перешнуровывающая клетку поперечная перегородка в самом центре часто не смыкается окончательно, оставляя здесь узкое отверстие (рис. 15). Благодаря этому клетки многоклеточного мицелия не вполне изолируются друг от друга, а остаются соединенными тончайшими протоплазменными нитями, называемыми **плазмодесмами**. В мицелии эти отверстия обыкновенно крайне узки (по А. Meyer'у около 0,3 μ в диаметре), однако иногда они бывают и шире. Это наблюдается, например, при развитии некоторых конидий, расположенных цепочками. При этом через расширенные отверстия (до 1 μ и шире) легче осуществляется передача питательных веществ от нижних клеток к верхним. Через такие отверстия в поперечной стенке может иногда переходить даже клеточное ядро из одной клетки в соседнюю. Повидимому, такое явление нередко имеет место как у сумчатых, так и у базидиальных грибов в процессе апогамии (см. стр. 43). Такие же отверстия в перегородках образуются при нередко наблюдаемых у грибов анастомозах между соседними гифами. Эти вторичные отверстия обыкновенно значительно шире. Через них также может происходить переход ядер.

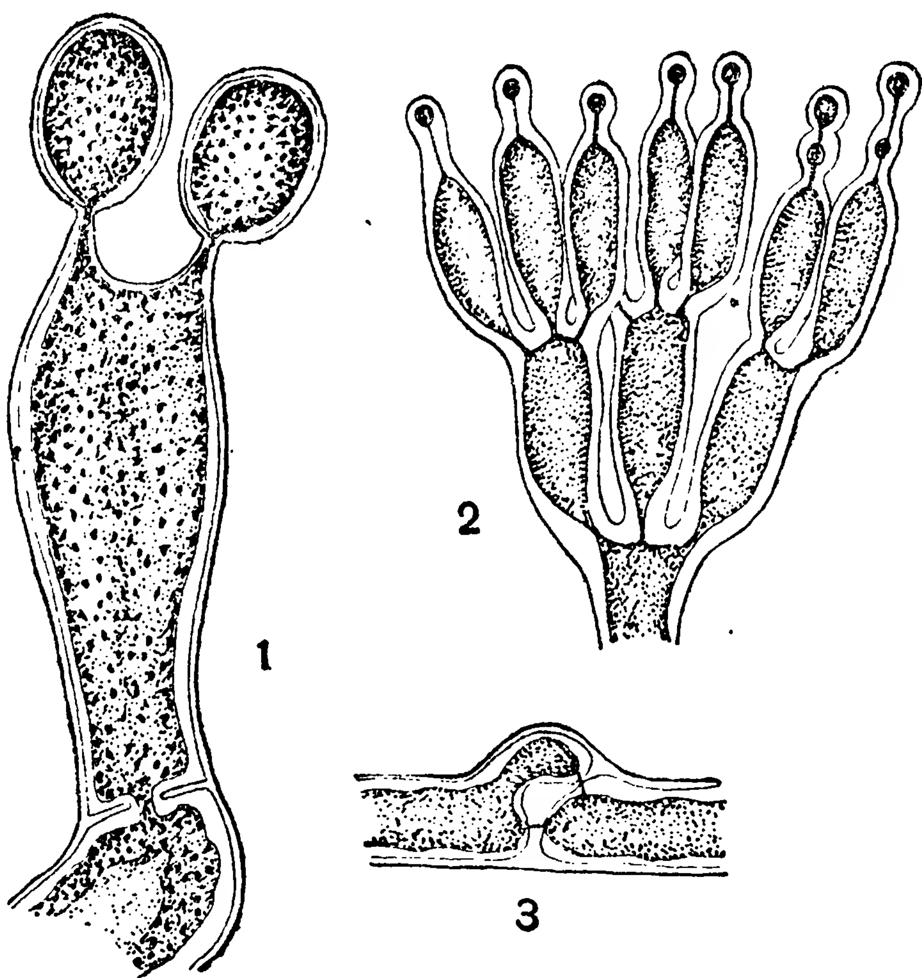


Рис. 15. Поры и плазмодесмы. *1* — базидия у Coprinus; *2* — конидиеносец у Penicillium; *3* — гифа у Merulius с поперечной перегородкой и пряжкой. Оболочки взбухли от действия серной кислоты.

Ложная ткань. Хотя у грибов очень нередко развиваются весьма массивные органы со сложным внутренним строением, как плодовые тела, склероции и т. п., однако при анатомическом изучении большей частью оказывается, что они сложены не из настоящих тканей, которые происходили бы в результате деления клеток во всех направлениях, а из так называемых ложных тканей.

Настоящие ткани в анатомическом смысле встречаются у грибов редко. Из них слагается, например, тело (receptaculum) у Laboulbeniales, и кое-где они встречаются у отдельных представителей других групп. Например, таким образом проходят ранние стадии развития перитеция у Sporormia intermedia, то же наблюдается при развитии некоторых пикнид, например у Pleospora herbarum и др. Вообще пикниды, повидимому, образуются нередко в результате деления клеток во всех направлениях.

В огромном большинстве случаев различные более массивные тела грибов образованы в результате сплетения и срастания нитчатых элементов — гиф, из которых каждая имеет деления только в одном поперечном направлении. Такие соединения называются ложными тканями, или плектенхимой (также псевдопаренхимой). Плектенхима бывает то более плотной, так что между клетками остаются только маленькие промежутки, наполненные воздухом, то более рыхлой. В одних случаях клетки слагающих ее гиф делятся на более короткие отрезки, которые вздуваются и округляются, так что на разрезах получается впечатление ткани, сложенной из более или менее изодиаметрических клеток, т. е. паренхимы. Согласно ее происхождению такую ткань называют параплектенхимой. В других случаях клетки сохраняют свою нормальную для гиф вытянутую цилиндрическую форму, и на разрезах получается ткань, сложенная из удлиненных клеток, идущих то параллельно друг другу, то переплетаясь. Такие грибные ткани называют прозоплектенхимой. В отличие от параплектенхимы ее сложение из нитчатых элементов выступает с большей ясностью (рис. 16, *1*).

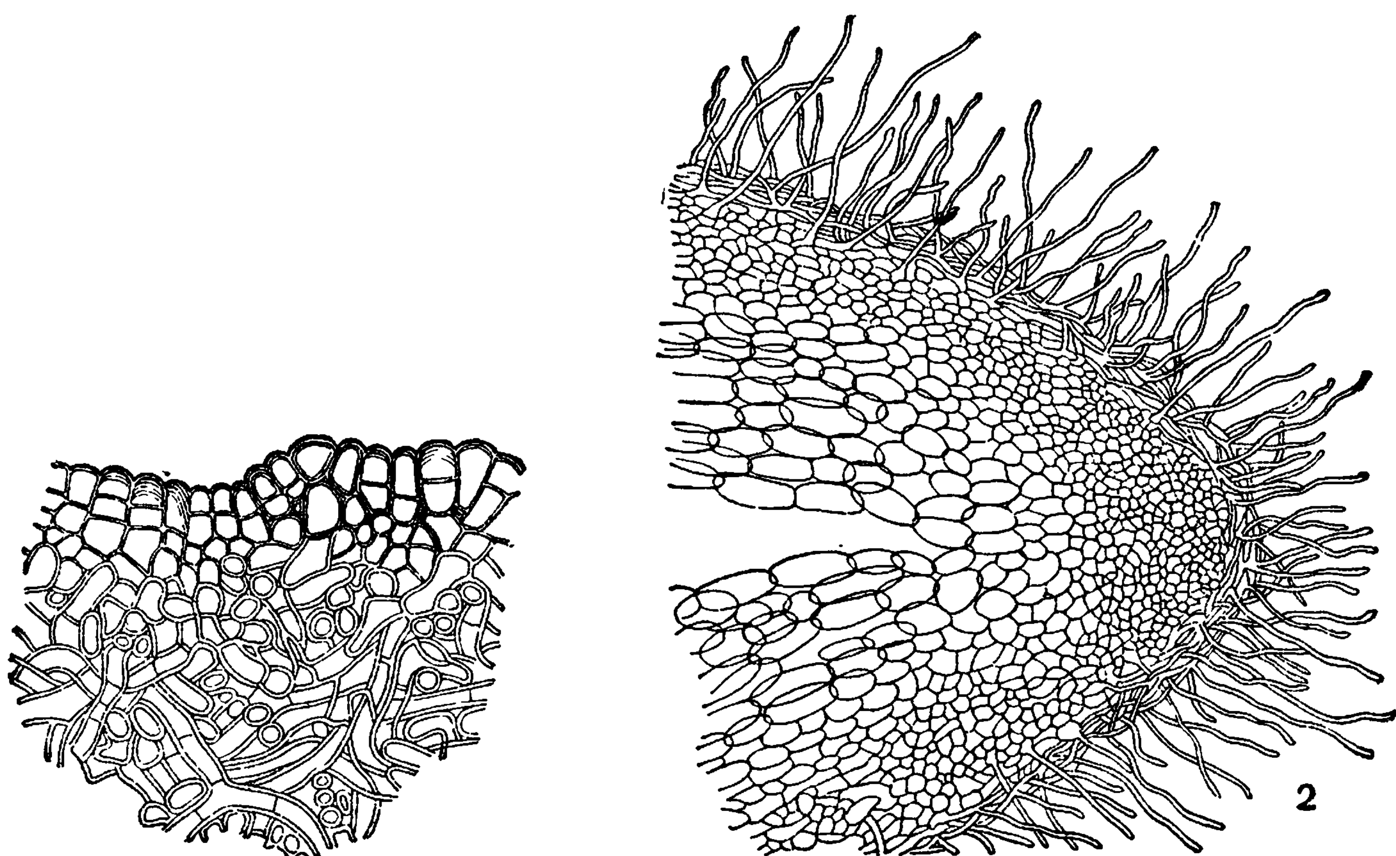


Рис. 16. *1* — Sclerotinia libertiana, разрез через склероций; наружные слои параплектенхиматические, внутренние — прозоплектенхиматические; *2* — Armillaria mellea (опенок), продольный разрез кончика ризоморфы.

Физиологическое деление тканей. Хотя, как было указано выше, настоящих тканей у грибов почти не встречается, но тем не менее с точки зрения физиологической анатомии можно отметить различные гифы и комплексы их, приспособленные к выполнению определенных функций. Их можно трактовать как физиологические ткани и разделить на такие же группы, как и ткани высших растений, т. е. меристема, кроющие, механические, проводящие ткани и т. д. Однако эти категории здесь гораздо менее диференцированы, нередко связаны друг с другом переходами и мало обособлены в пространстве.

Настоящая меристема у грибов не развивается. Деление клеток сосредоточено на концах гиф. Однако в некоторых случаях эти делящиеся участки соединяются в тесную параплектенхиму, весьма напоминающую под микроскопом меристему. Наилучший пример такого рода можно видеть на кон

чике ризоморфы опенка, весьма похожем анатомически на кончик корня (рис. 16, *2*). В плодовых телах Corticium и др., нарастающих неопределенно своими краями, последние также могут быть сравниваемы с меристемой. Однако здесь они имеют ясное гифенное строение.

Кроющая ткань у грибов развита особенно на поверхности покоящихся органов, как склероции, а также на верхней поверхности шляпки многих гименомицетов. Она имеет иногда характер однослойной или многослойной параплектенхимы, причем ее клетки имеют утолщенные и нередко окрашенные оболочки. У склероциев Sclerotinia fuckeliana кроющая ткань имеет вид однослойного эпидермиса, а у склероциев Typhula это сходство с эпидермисом увеличивается еще сильными утолщениями наружных стенок и тем, что при рассматривании с поверхности они имеют извитые контуры подобно эпидермису на листьях двудольных растений (рис. 17, *1*). У Polyporus lucidus кроющая ткань образована слегка расширенными концами гиф, ясно продолжающихся во внутреннюю плектенхиму. Они расположены одним палисадным слоем, имеют утолщенные оболочки и тесно склеены друг с другом слизью, благодаря чему поверхность плодового тела гриба получает характерный лакированный вид (рис. 17, *2*).

Во многих других случаях кроющая ткань плодовых тел более массивна, многослойна и состоит из переплетающихся друг с другом гиф (т. е. имеет характер прозоплектенхимы). Например у масленка слагающие ее гифы расположены не плотно, но промежутки между ними заполнены густой упругой слизью, так что в результате получается довольно прочная пленка, которая резко отличается по цвету и по консистенции от нижележащей ткани и легко сдирается с нее. Такое же строение кроющей ткани наблюдается у многих других шляпных грибов (особенно тех, у которых верхняя поверхность шляпки липкая).

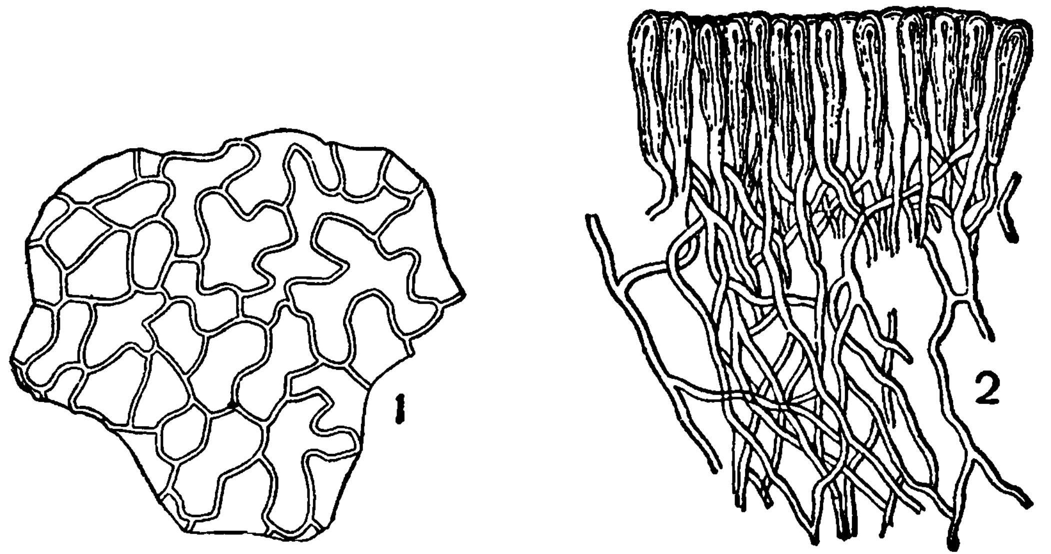


Рис. 17. *1* — Typhula gyrans, наружный слой склероция с поверхности; *2* — Polyporus lucidus, наружные слои плодового тела в разрезе.

Приведенные примеры представляют наиболее диференцированные типы кроющих тканей. Во многих других случаях они выражены гораздо слабее, не резко отграничены от внутренних тканей и с наружной стороны кончаются не гладкой поверхностью, а или массой волосков из засохших гиф (на ризоморфах опенка, плодовых телах многих Thelephoraceae), или все время отпадающими округлыми клетками, благодаря чему поверхность получает вид как бы осыпанной мукой (плодовые тела многих Lycoperdaceae).

Наконец, во многих случаях плодовые тела и совсем лишены какой бы то ни было диференцированной кроющей ткани. Так это, например, обстоит у шляпных грибов в нижней стороне шляпок, нередко на пеньках, также на плодовых телах Clavariaceae и др. [1]

Механические ткани представлены гифами с утолщенными стенками и соответственно суженным просветом. Они широко распространены особенно

---

[1] Вопрос о физиологическом значении кроющей ткани у грибов, даже в случае высокой степени ее морфологической диференцировки, не может считаться выясненным. Специальных исследований в этом направлении, насколько известно, не производилось. Согласно нашим опытам с масленком (Boletus granulatus) сдирание пленки с верхней стороны шляпки не повышает заметно ее испарения по сравнению с неободранной как в первые часы опыта, так и в течение суток, когда потеря воды достигает уже 50% от первоначального веса. Таким образом, в данном случае не приходится говорить о защите от испарения; вероятнее видеть здесь функцию поглощения воды разбухающей слизью. Такое же значение должна иметь волосистая кроющая ткань, например на плодовых телах Polystictus versicolor и др., быстро высыхающих и при увлажнении снова быстро набухающих. Возможно, что в других случаях кроющие ткани несут функции защиты от испарения или механических воздействий.

в твердых плодовых телах трутовиков и некоторых мицелиальных тяжах, например у Merulius lacrymans, но большей частью мало отграничены и переме-

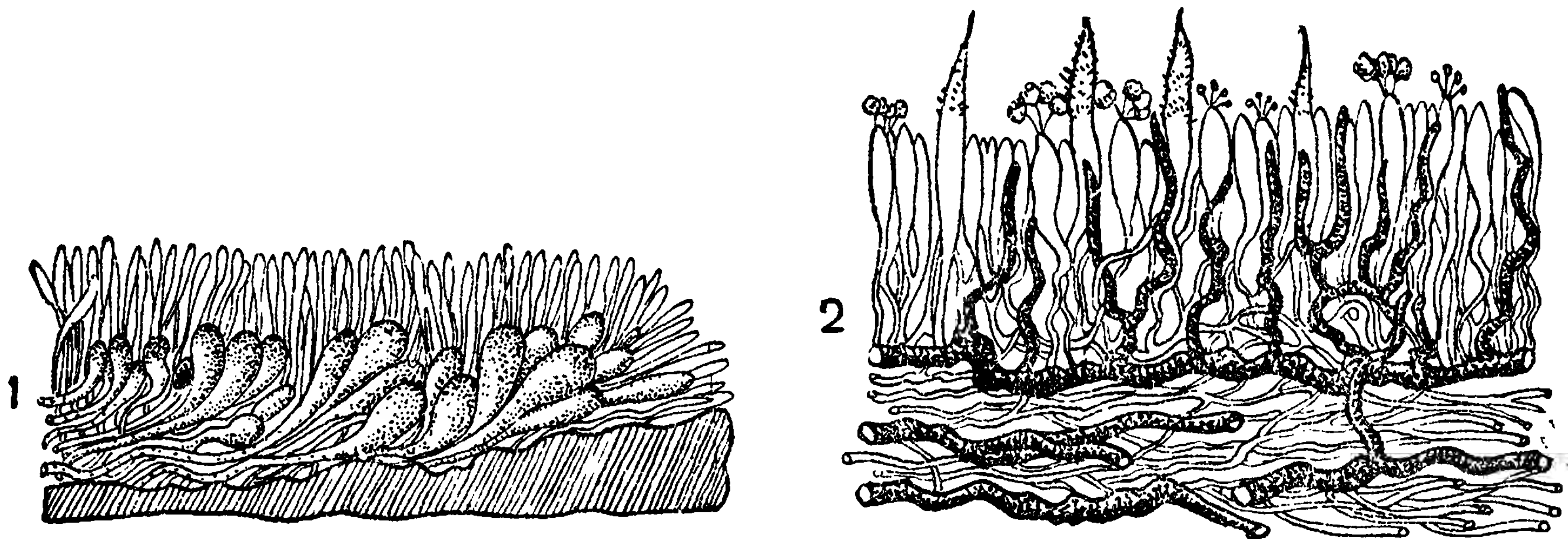


Рис. 18. *1* — Corticium violaceo-lividum, разрез через край плодового тела, пронизанного проводящими гифами; *2* — Lactarius deliciosus (рыжик), прохождение млечных гиф в пластике; конечные ответвления их проникают между базидиями.

шаны с другими элементами (рис. 6, *1*). В некоторых случаях, например в ножках апотециев Sclerotinia, наблюдается некоторое оттеснение утолщенных элементов на периферию, что, конечно, сообщает ножке большую прочность на изгиб [1].

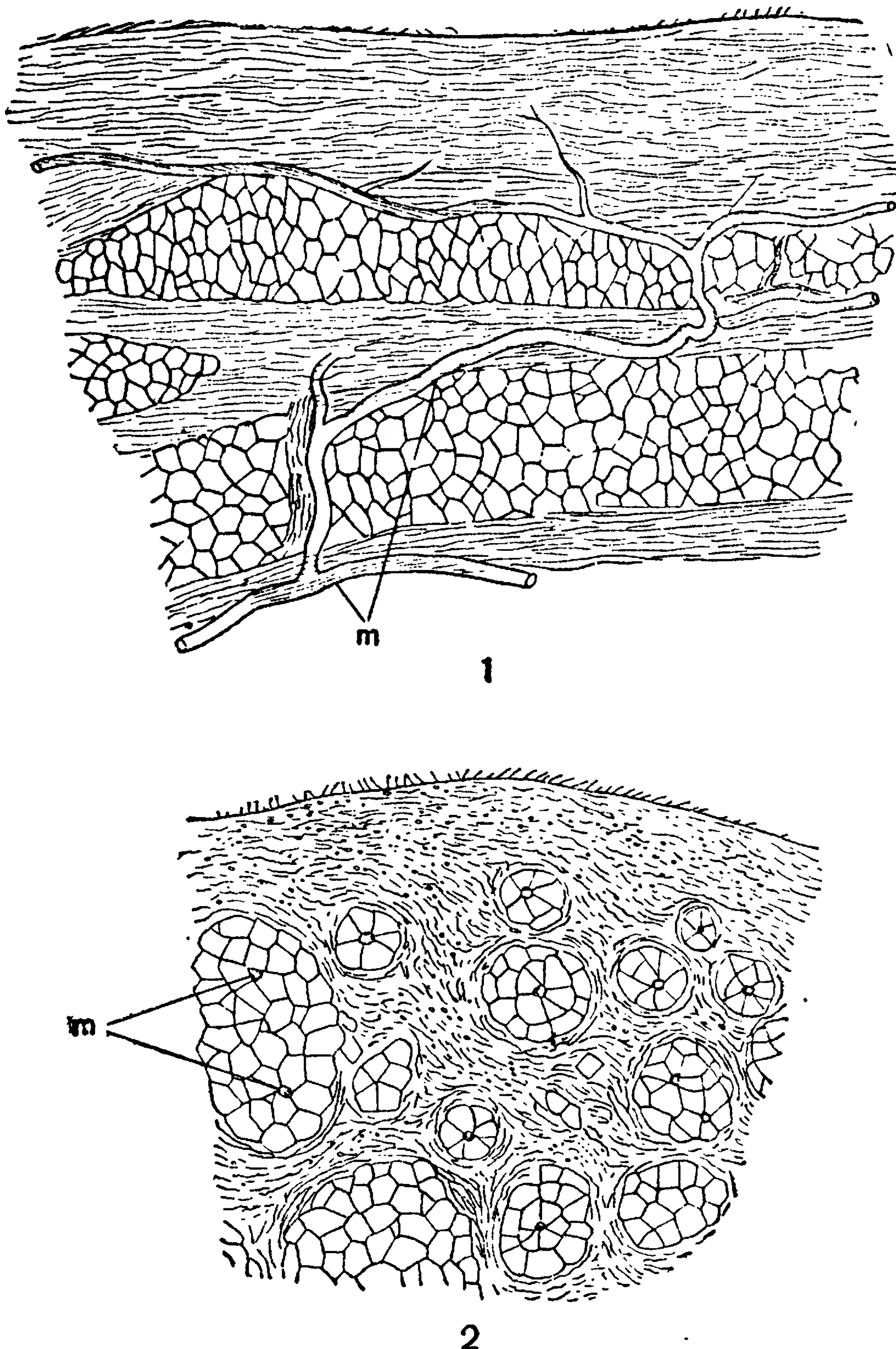


Рис. 19. Млечные трубки (*m*) у Lactarius, проходящие преимущественно через псевдопаренхиматическую ткань; *1* — продольный разрез пенька, *2* — поперечный разрез пенька.

Проводящие ткани. Большинство грибов даже с крупными сложно построенными плодовыми телами не имеет особо диференцированных элементов для передвижения воды, и это, между прочим, ограничивает распространение их более или менее сырыми местообитаниями, где испарение и стало быть потребность в проведении воды меньше. Передвижение веществ происходит здесь по обыкновенным гифам и облегчается тем, что поперечные перегородки в них, как было указано выше, снабжены отверстием (стр. 19). Однако во многих случаях у грибов отмечаются более совершенные проводящие элементы, напоминающие даже сосуды. В типичном случае они представлены широкопросветными прямыми маловетвящимися гифами нередко с неравномерно утолщенной боковой стенкой (встречаются утолщения в виде неправильных колец и т. п.) и частичным или даже полным растворением поперечных перегородок между клетками. Живое содержимое их в значительной степени редуцировано, и они наполнены главным образом водянистой жидкостью. Такие водоносные элементы идут, не соединяясь в пучки, среди дру-

[1] В большинстве случаев известная прочность на изгиб прямостоящих частей сочных плодовых тел достигается просто взаимным напряжением тканей, растянутых в наружных частях и сжатых во внутренних, подобно тому как это имеет обыкновенно место в сочных травянистых стеблях цветковых растений.

гих тканей. Наилучшего развития они достигают в мицелиальных тяжах домового гриба (Merulius lacrymans) (рис. 6, *1*).

Более распространены проводящие элементы для органических веществ, встречающиеся преимущественно в плодовых телах некоторых гименомицетов. Они представлены также изолированно идущими гифами, отличающимися более густым, нередко окрашенным содержимым, богатым питательными продуктами. Такие элементы залагаются очень рано в плодовом теле в качестве ответвлений обычных гиф, но идут далее самостоятельно, иногда анастомозируя друг с другом. Поперечные перегородки в них отсутствуют на значительных протяжениях. Содержимое представлено протоплазмой с многочисленными клеточными ядрами и клеточным соком указанного выше состава. Физиологическое значение этих гиф подчеркивается тем, что они особенно близко подходят к спороносным частям плодового тела, где идет усиленное потребление питательных материалов (рис. 18, *1* и *2*). В некоторых случаях наблюдается образование продырявленных ситовидных пластинок между этими гифами и окружающими их клетками (например у Mycena galeopus). Иногда содержимое таких гиф ярко окрашено растворенным пигментом (например у Fistulina hepatica), в других случаях оно имеет вид тонкой эмульсии от присутствия мелких капель распыленной смолы или жира, бесцветных или окрашенных. Такая масса называется млечным соком, а содержащие ее гифы м л е ч н ы м и т р у б к а м и (например у рыжика и др., рис. 19).

По содержанию запасных питательных веществ и расположению в плодовом теле они относятся к тем же проводящим элементам, а по содержанию смолы — к вместилищам экскретов. У многих гименомицетов, особенно у трутовиков, в плодовых телах содержатся еще более или менее округлые клетки, заполненные смолистым содержанием. Их можно рассматривать как типичные вместилища выделений.

ЛИТЕРАТУРА

G u i l l i e r m o n d A., 1913. Les progrès de la cytologie des champignons. Progressus rei botan. v. 4.

J s t v a n f f i G., 1896. Untersuchungen über die physiologische Anatomie der Pilze, Jahrb. f. wiss. Bot., B. 29.

К у р с а н о в Л. И., 1915. Морфологические и цитологические исследования в группе Uredineae. Москва.

M o r e a u F. M-me, 1914. Les phenomènes de la sexualité chez les Uredinées. Thèse, Paris.

N a r d i, 1930. Observat. sur la caryocynèse chez les Ascomycetes. Bul. Soc. mycol. France, v. 46.

S m i t h J. H., 1923. On direct nuclear division in the mycelium of Saprolegnia. Ann. of Bot., v. 37.

W a k a y a m a., 1930—32. Contribut. to the Cytology of Fungi. Chromosome Number., I—IV. Cytologia, v. 1—3.

Глава II

МИЦЕЛИЙ И ЕГО ВИДОИЗМЕНЕНИЯ

За исключением Myxochytridiales вегетативное тело у всех остальных грибов представлено мицелием, сложенным из системы ветвящихся гиф, растущих своими концами. У большинства низших грибов гифы не имеют поперечных перегородок, и весь мицелий является, формально говоря, одной сильно разветвленной многоядерной клеткой, достигающей нередко значительных размеров (10 *см* и больше между кончиками противоположных ветвей). Такой мицелий называется н е ч л е н и с т ы м, или о д н о к л е т н ы м, или н е к л е т о ч н ы м. У всех высших грибов и некоторых низших в гифах мицелия на более или менее одинаковых расстояниях расположены поперечные перегородки, делящие их на отдельные клетки — одноядерные или многоядерные. Такой мицелий называется ч л е н и с т ы м, или м н о г о к л е т н ы м.

Развитие мицелия. Если проследить историю развития какого-нибудь обычного многоклетного мицелия, например у Penicillium glaucum, то можно установить, что мицелий берет свое начало из споры. При прорастании из нее

высовывается обыкновенно несколько ростковых трубочек, которые удлиняются и затем отчленяются перегородками от средней части, включающей спору. Они затем еще удлиняются и получают каждый новую перегородку, разделяясь на дистальную, или верхушечную клетку и проксимальную, или внутреннюю. В дальнейшем верхушечная клетка удлиняется и снова делится, отделяя вторую, более молодую по сравнению с первой, внутреннюю клетку. Так повторяется и дальше. Что касается внутренних клеток, то они только вытягиваются, а поперечные деления их наблюдаются редко. Зато из них развиваются боковые ветви. При этом обыкновенно на дистальном конце такой клетки образуется боковая выпуклина, принимающая цилиндрическую форму и отделяющаяся затем перегородкой от производящей ее клетки. Она вырастает затем в боковую ветвь, растущую и ветвящуюся таким же образом, как и главная. Благодаря указанному развитию ветвей на протяжении главной гифы они тем старше и сильнее развиты, чем ближе к основанию лежит место их отхождения (акропетальное ветвление) (рис. 20). Развитие нечленистого (неклеточного) мицелия происходит в общем совершенно таким же образом за исключением, конечно, того, что поперечных перегородок здесь не образуется. Рост сосредоточивается здесь в кончиках гиф, где скопляется обильная протоплазма, заполняющая весь просвет, тогда как в более задних частях получают значительное развитие центральные вакуоли, и протоплазма представлена главным образом тонким стенкоположным слоем. В однородной среде, например на поверхности питательной желатины, гифы мицелия (одинаково как неклеточного, так и многоклетного) разрастаются равномерно по радиусам во всех направлениях, так что мицелий получает форму круга, нарастающего краями. Центральная часть в нем самая старая и даже иногда отмершая, а периферическая — наиболее молодая.

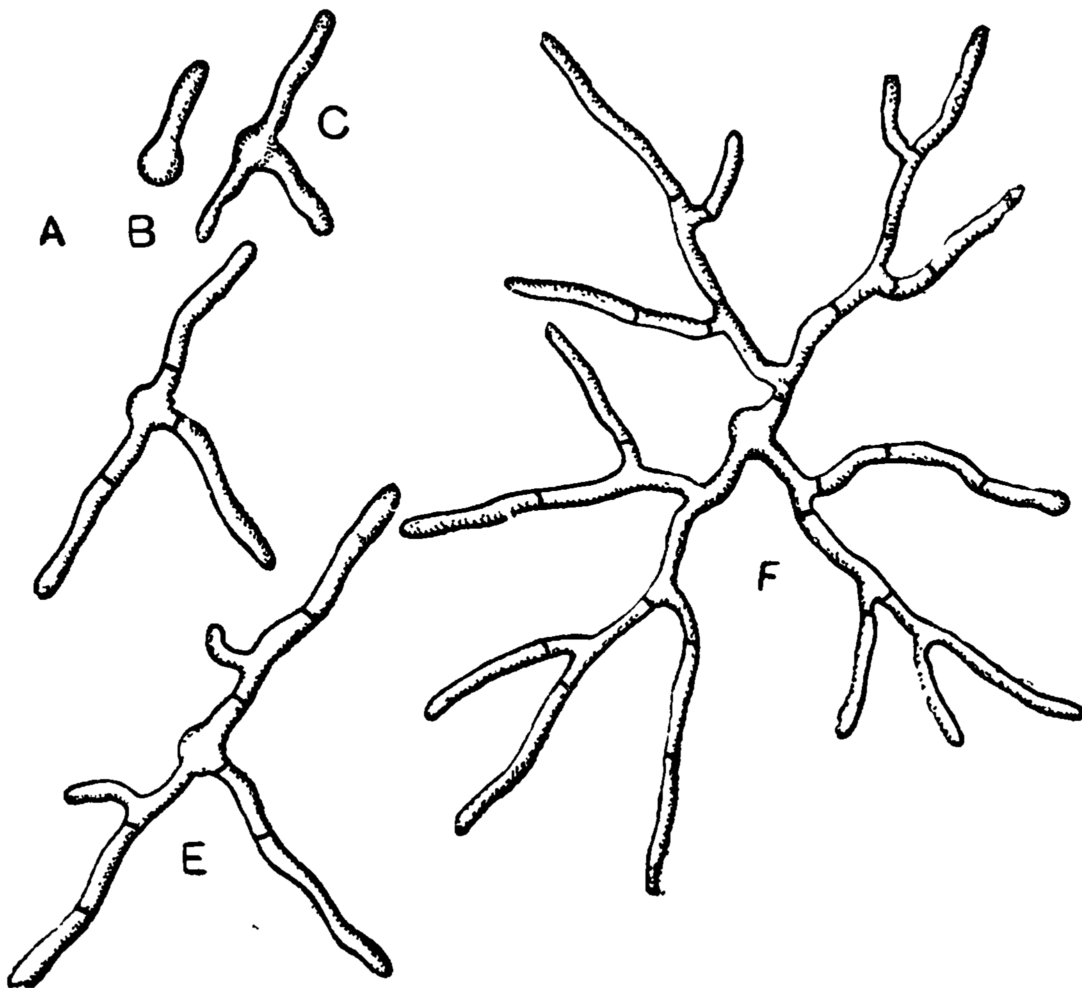


Рис. 20. Penicillium glaucum, развитие мицелия из споры; *A*—*F* — последовательные стадии.

При всем общем однообразии описанного мицелия, который можно назвать типичным или гифенным мицелием, в подробностях, в отдельных случаях, наблюдается ряд специальных черт как макроскопического вида и общего характера роста, так и микроскопического строения.

Макроскопический вид мицелия определяется прежде всего наличием в нем воздушных гиф. В одних случаях они идут исключительно по самой поверхности субстрата и отчасти внутри его, так что мицелий получает вид плоского прижатого к субстрату кружка; в других случаях, кроме того, развиваются более или менее обильные гифы, поднимающиеся в воздух и придающие мицелию некоторое сходство, например, с куском ваты, возвышающимся над субстратом. Тот и другой характер роста может быть различным у одного и того же гриба в зависимости от внешних условий, как влажность, питание и т. п., но все-таки для ряда форм имеются специфические особенности: например, образование пышного воздушного мицелия очень типично для многих грибов - разрушителей древесины. Далее, различным может быть цвет мицелия. Чаще всего он снежно-белый, но нередко, особенно с возрастом, приобретает ту или иную окраску, обычно бурую разных оттенков. Это связано с отложением пигмента в клеточных стенках и реже внутри клетки.

Микроскопическое строение мицелия обнаруживает больше разнообразия. Ветвление гиф обычно обильное, но иногда оно выражено слабо. Например,

этим отличаются толстые гифы сапролегниевых и Monoblepharidaceae. Иногда наблюдается известная диференцировка гиф: одни обычно более толстые и слабо разветвленные, а другие — сильно ветвящиеся и более тонкие. Первые служат, главным образом, для распространения мицелия по субстрату, а вторые для воспринятия из него в подходящих местах питательных материалов. Такая диференцировка особенно характерна для мицелия некоторых паразитных грибов, но встречается нередко и среди сапрофитных: например у Rhizopus и некоторых других имеются особые столоны, не ветвящиеся и обладающие энергичным ростом. Они совершенно аналогичны таким же столонами («усам»), например, у земляники и служат также для быстрого вегетативного распространения по субстрату. У таких снабженных столонами форм имеются еще нередко особые органы прикрепления — так называемые ризоиды — в виде пучка коротких разветвленных нитей. Они развиваются как реакция на соприкосновение с твердым субстратом, притом не только с таким, который может иметь известное питательное значение, но и например со стеклом (рис. 22, *1*). У некоторых видов Sclerotinia названные органы прикрепления имеют вид довольно массивных кисточек из пучка тесно переплетенных коротких ветвей (рис. 22, *2*); то же на неклеточном мицелии наблюдается, например, у Circinella minor.

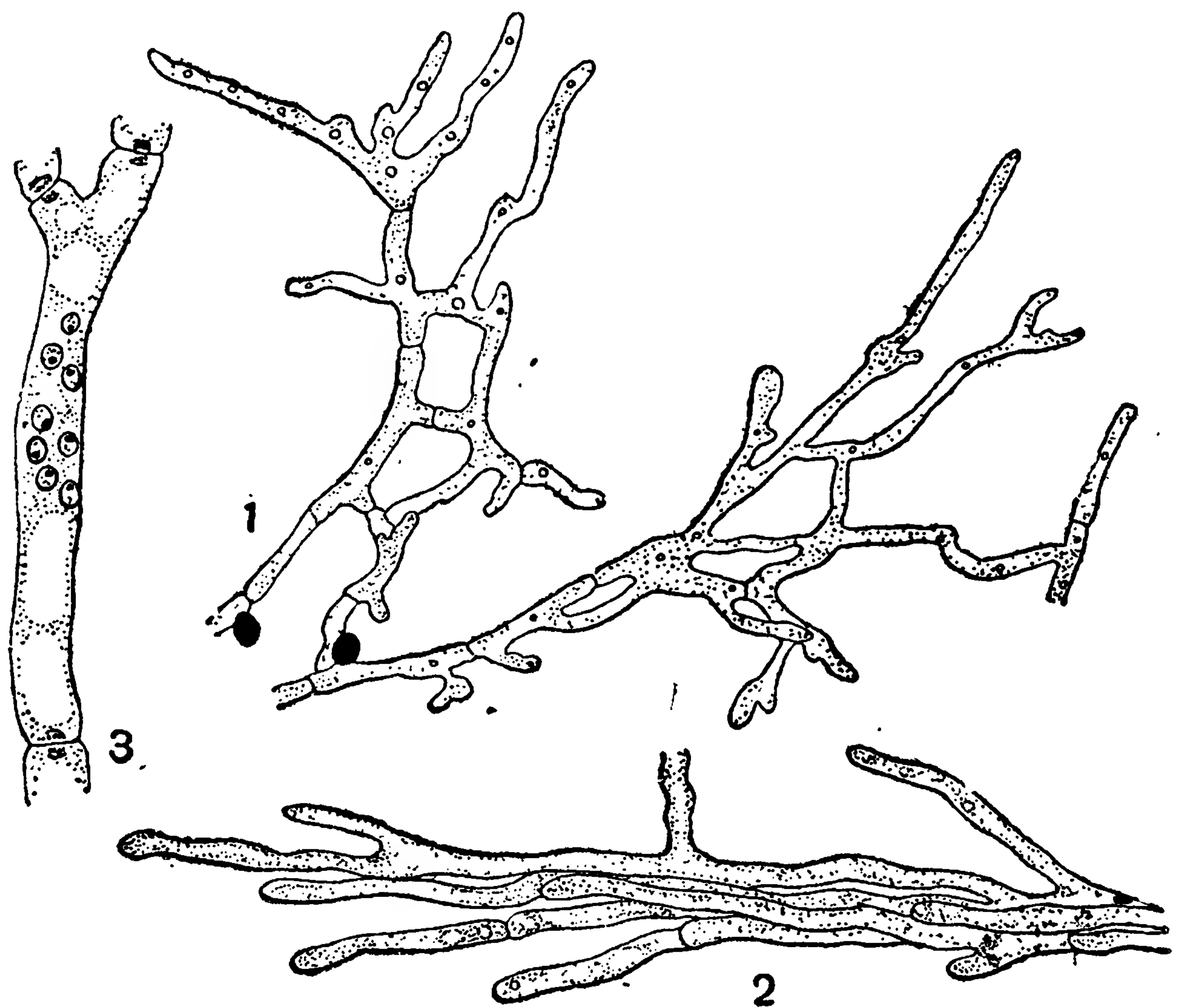


Рис. 21. *1* — Молодой мицелий шампиньона, *1* — анастомозы, черные — две проросшие базидиоспоры; *2* — начало образования мицелиального тяжа; *3* — клетка мицелия с окрашенными клеточными ядрами.

При обильном ветвлении гифы мицелия соприкасаются друг с другом и здесь, на месте соприкосновения, нередко происходит слияние их с установлением сообщения между клетками. Такие слияния называются а н а с т о м о з а м и; при большом развитии их мицелий приобретает характерный сетчатый вид (рис. 21 и 22, *3*). Развитие анастомозов наблюдается у весьма различных грибов с многоклетным мицелием. В некоторых случаях через них совершается перемещение клеточного ядра из одной клетки в другую, и осуществляется переход от гаплоидного к диплоидному мицелию (у многих гименомицетов, см. стр. 56). Однако большей частью они имеют чисто вегетативное значение и развиваются у многих форм просто при недостатке питания.

В некоторых случаях гифы снабжены еще так называемыми пряжками, представляющими небольшие плоские клетки, лежащие сбоку против поперечной перегородки и сообщающиеся в готовом состоянии открытым отверстием с полостью нижней (проксимальной) клетки. Такие пряжки встречаются только у базидиальных грибов, главным образом у гименомицетов, хотя и не у всех. Их наличие может служить важным признаком для установления принадлежности данного мицелия именно к этой группе. В деталях в свою очередь пряжки бывают различны. Они могут быть или против каждой поперечной перегородки или только против некоторых. Большею частью здесь образуется только одна пряжка, но, например, у очень распространенного разрушителя древесины в постройках, Coniophora cerebella, они развиваются целой мутовкой в количестве до 10 и более штук (этот признак весьма существенен при диагносцировании Coniophora по стерильному мицелию, в каком виде она всего чаще встречается). Наконец, в ряде случаев наблюдается так называемое прорастание

пряжек, т. е. развитие из них боковой ветви (например у Merulius и некоторых других, рис. 22, *4b*). Пряжки развиваются исключительно на диплоидном (двуядерном) мицелии и служат аппаратом, через посредство которого происходит

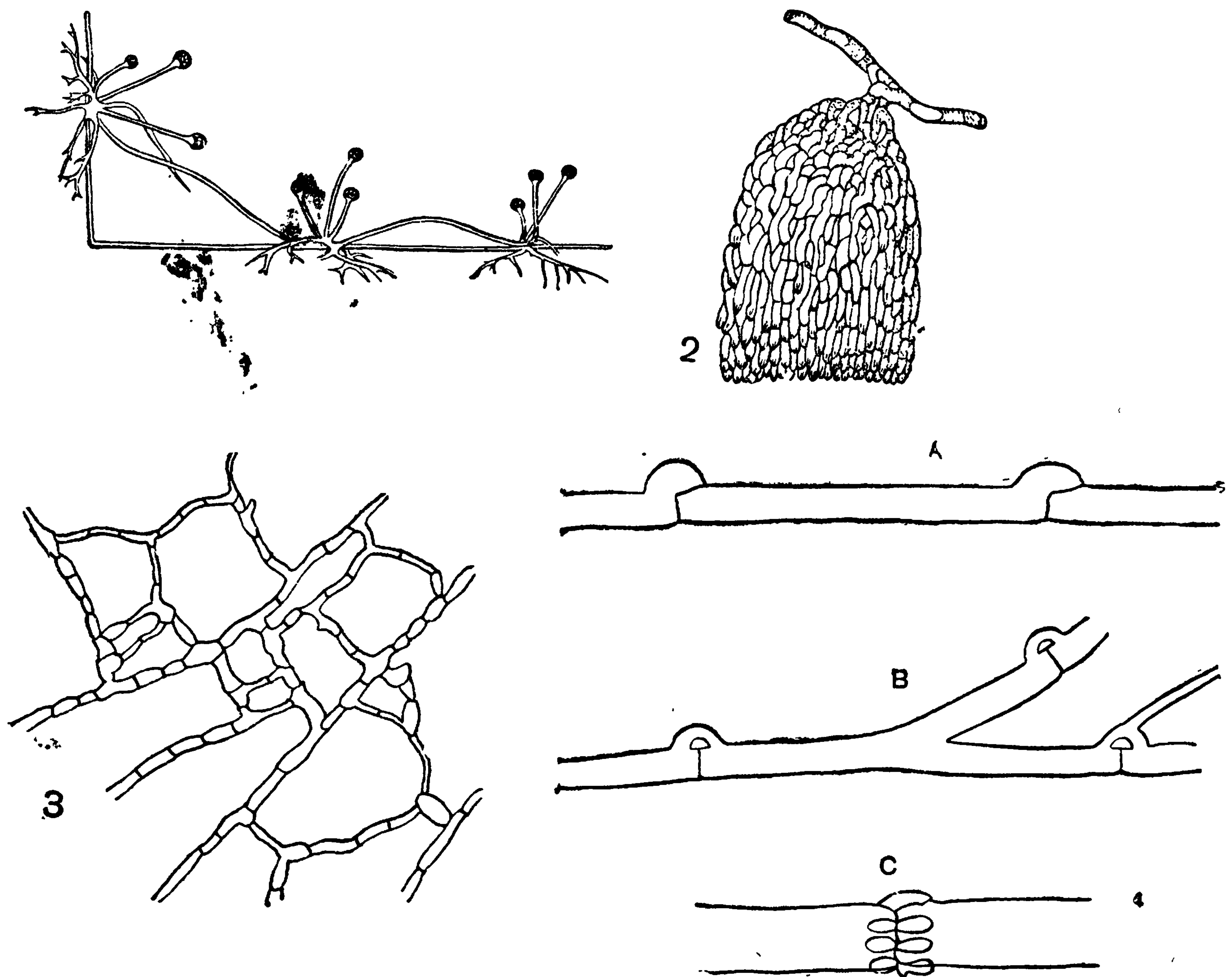


Рис. 22. Rhizopus, *1* — столоны со спорангиеносцами на них и ризоидами; *2* — Sclerotinia tuberosa, органы прикрепления мицелия; *3* — анастомозы мицелия; *4* — пряжки: *A* — развитие пряжки; *B* — пряжки Merulius; *C* — Coniophora.

передача ядра из одной клетки в другую (см. Basidiomycetes, стр. 310). Кроме многих гименомицетов, они встречаются в диплоидном мицелии иногда у Ustilaginales и, по некоторым указаниям, также у Uredinales.

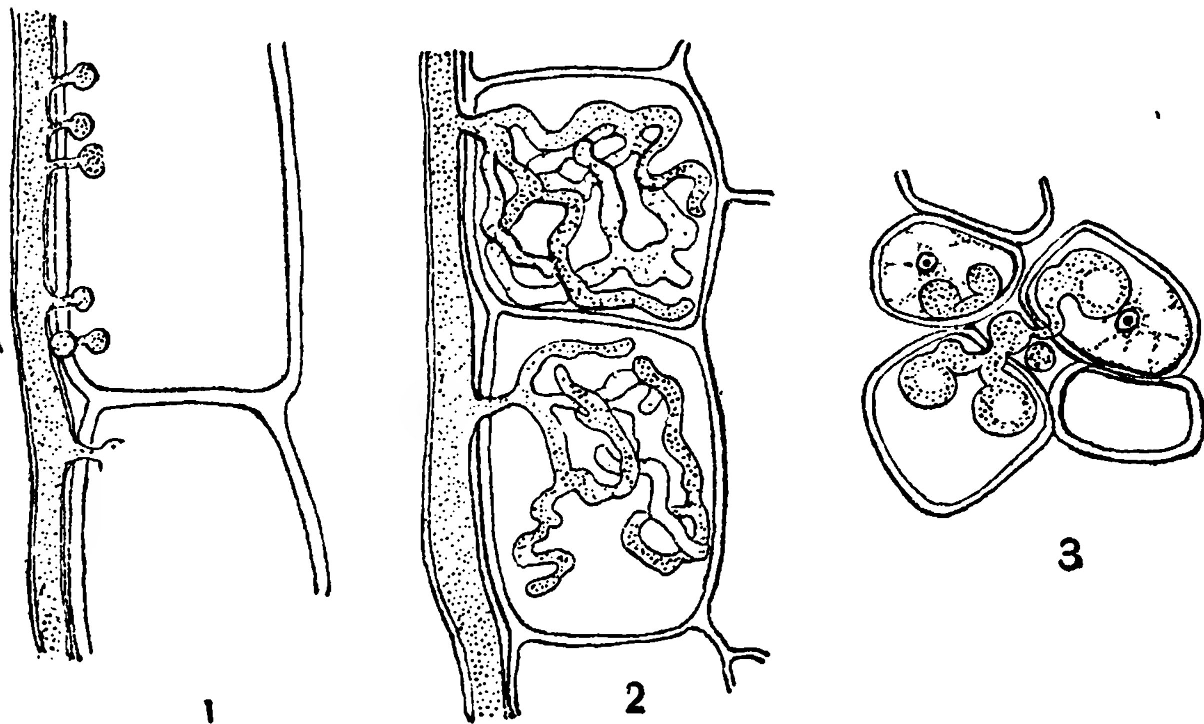


Рис. 23. Гаустории пероноспоровых. *1* — Albugo; *2* — Peronospora parasitica; *3* — то же в поперечном разрезе; видно положение разрезанной гифы в межклетнике и отхождение от нее гаусторий в две клетки.

Особенности мицелия паразитных грибов. Специально здесь следует еще отметить некоторые особенности мицелия паразитных грибов, именно тех, которые паразитируют на растениях. По отношению к питающему растению он может быть поверхностным (например у Erysiphaceae) или чаще внутренним, эндофитным. В последнем случае он большею частью идет по межклетникам, но у некоторых распространяется преимущественно в полости клеток (особенно у хитридиевых, где распространение его часто ограничивается всего одной клеткой, но также и у некоторых других форм с более развитым мицелием). Как поверхностный, так и внутренний межклетный мицелий часто развивает особые специальные ветви — г а у с т о р и и, которые внедряются

в полость клетки и воспринимают из нее питательные вещества. Они имеют в разных случаях разную форму, нередко весьма постоянную для отдельных групп. Например у Albugo и Plasmopara гаустории имеют вид как бы маленьких булавочных головок, а у близкого к ним рода, Peronospora, они разрастаются в массивные ветвящиеся образования, заполняющие почти всю клетку питающего растения (рис. 23). Вообще для гаусторий очень типично резкое изменение их характера роста по сравнению с нормальными внеклеточными ветвями мицелия. Это явление вызывается воздействием протоплазмы живой клетки хозяина на внедрившегося в нее паразита (подробнее см. стр. 89).

Видоизменения мицелия. Из особых видоизменений мицелия нужно отметить: тяжи, ризоморфы, пленки, или мицелиальную кожу, и склероции.

Мицелиальные тяжи очень часто образуются у представителей самых различных групп высших грибов. В простейшем случае они сложены из небольшого количества параллельно идущих гиф, которые или просто склеиваются друг с другом ослизненными наружными оболочками, или вступают в более прочное соединение через посредство многочисленных коротких анастомозов (рис. 24, *1*). Такие тяжи, различимые только в микроскоп, сложены из однородных гиф. В других случаях, когда они более массивны, их гифы получают известную диференцировку, выражающуюся чаще всего в том, что наружные элементы, более тонкие, образуют как бы кору, а внутренние, более широкие, — сердцевину, или центральный цилиндр. Наружные части коры часто особенно прочны и окрашены в темный цвет, тогда как середина остается светлой. Впрочем, бывают и обратные отношения: например в тяжах Phallus impudicus кора снежно-белая, а средняя часть бурая. Наибольшей диференцировки достигает строение тяжей у домового гриба (Merulius lacrymans). Здесь в них можно различить: 1) обыкновенные тонкостенные гифы, 2) гифы с узким просветом и сильно утолщенными оболочками (механические), 3) гифы с очень широким просветом, неравномерным внутренним утолщением боковых стенок и разрушенными отчасти поперечными перегородками (сосудистые, или проводящие гифы) (рис. 6, *1*).

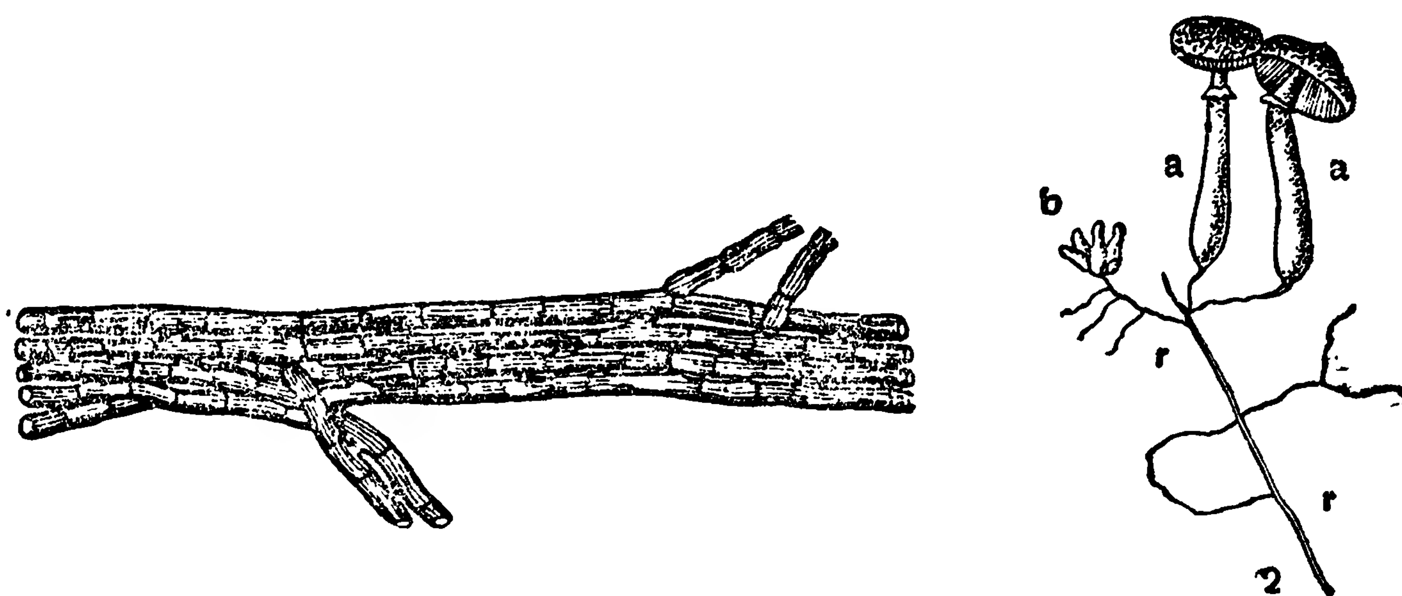


Рис. 24. *1* — мицелиальный тяж гриба «черни»; 2 — ризоморфа опенка с плодовыми телами на ней: *a* и *b* — плодовые тела; *r* — ризоморфа.

Более массивные тяжи с темноокрашенными наружными частями имеют известное сходство с корнями высших растений и получили название ризоморфы. Особенно типично они представлены у опенка (Armillaria mellea), где собственно и дано было сначало это название — ризоморфа. Тяжи и ризоморфы нарастают, как и слагающие их гифы, своими вершинами и могут достигать нескольких миллиметров толщины и нескольких метров длины (рис. 24, *2*). Они распространены у очень многих грибов с крупными плодовыми телами как у почвенных сапрофитов, так и у древесных форм: из базидиальных — у Phallaceae, Lycoperdaceae, Nidulariaceae, Agaricaceae, Polyporaceae; из сумчатых — у Elaphomyces, Genea, некоторых Peziza и др.

Роль тяжей и ризоморф состоит отчасти в том, что благодаря своему значительному разрастанию они способствуют вегетативному распространению гриба (например у опенка — от дерева к дереву часто на несколько метров); с другой стороны, через них может происходить передвижение веществ.

Например, у домового гриба передвижение особенно обеспечивается наличием сосудистых гиф, благодаря чему гриб может перекидываться на значительные расстояния. Также и тяжи у основания крупных плодовых тел Phallus и др. служат для подведения к ним питательных веществ из мицелия. Наконец, ризоморфы, защищенные плотной корой, могут служить и для сохранения гриба при неблагоприятных условиях.

Мицелиальная пленка, или кожа (Myzelhaut) особенно типична для различных грибов, разрушающих древесину. Они нередко образуют в трещинах субстрата или на его свободной поверхности слои плотно переплетенных гиф до нескольких миллиметров толщиной, имеющих внешнее сходство с замшей. В дальнейшем на них развиваются плодовые тела или от них отходят тяжи, или, наконец, простой мицелий.

Склероции. Под этим именем известны более или менее темные округлые тела плотной консистенции, образованные в результате тесного переплетения и анастомозов гиф. По размерам склероции бывают от десятых долей миллиметра до 30 *см* в диаметре и 20 *кг* веса. Наиболее крупные склероции имеют некоторые виды тропических трутовиков, например Polyporus sapurema из Бразилии — до 30 *см* в диаметре (рис. 25, *1*), Pol. mylittae из Австралии — величиной с голову человека, Pol. sacer из юго-восточной Азии — величиной с кулак. Анатомическое строение склероциев довольно однообразно: снаружи лежит кора из одного или чаще нескольких слоев клеток с темными стенками, плотно соединенными друг с другом; внутри находится белая сердцевина, имеющая характер или параплектенхимы, или прозоплектенхимы. И то и другое может встречаться даже в одном склероции, например у спорыньи наружные части построены по первому типу, а внутренние — по второму. В зрелом состоянии склероции очень бедны водой (5—10%) и содержат значительное количество запасных питательных веществ, особенно жира (например в спорынье до 30% жира). В таком виде они могут сохраняться долгое время и затем при благоприятных условиях прорастают или прямо в плодовое тело, или развивая мицелий. Склероции распространены среди всех групп высших грибов: из аскомицетов, например, у Claviceps purpurea (спорынья) и особенно у рода Sclerotinia, которая даже получила свое название от этого образования (рис. 25, *2*); среди базидиальных грибов — у Typhula, некоторых видов Coprinus, Lepiota, Polyporus и многих других. Также встречаются они у представителей несовершенных грибов (Fungi imperfecti). Они образуются чаще всего свободно на мицелии, а у некоторых паразитных форм — внутри пораженного растения или в каких-нибудь полостях его, например у Sclerotinia libertiana часто в сердцевинной полости стеблей различных травянистых растений, или, наконец, мумифицируют целые органы, как, например, Sclerotinia vaccinii — ягоды черники и др. К тому же типу склероциев по анатомическому строению и физиологическому значению относятся развивающиеся у многих паразитных сумчатых грибов плоские подстилки под конидиальными спороношениями (так называемые ложа, или стромы; см. стр. 34). После зимовки они развивают сумчатые плодовые тела.

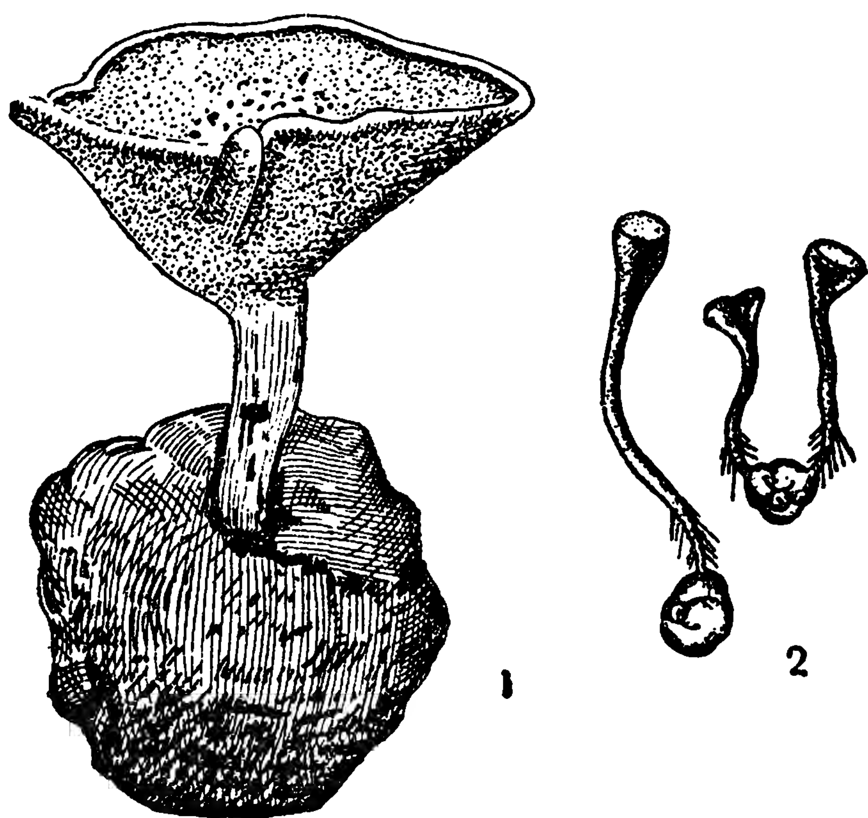


Рис. 25. *1* — склероций Polyporus sapurema с плодовым телом на нем (уменьш.); *2* — склероций Sclerotinia urnula с плодовыми телами.

Почкующийся мицелий. От типичного гифенного мицелия отличается почкующийся мицелий. Он характеризуется тем, что его клетки размножаются не обычным делением, а почкованием и не остаются при этом прочно соединенными друг с другом. При почковании на поверхности клеток появляется вы-

пуклина, или почка, которая постепенно увеличивается в размерах и отграничивается затем поперечной перегородкой от производящей клетки. На ней в свою очередь развиваются такие же почки и т. д. (рис. 26, *1*). В результате получается непрочное соединение большей частью круглых или овальных клеток, которое и представляет почкующийся мицелий. В некоторых случаях он остается очень коротким (из 2—3 клеток), так как все время распадается на отдельные клетки, но в других — достигает больших размеров и ветвится. Почкование встречается у весьма многих и различных грибов. Наиболее типично оно для дрожжей и близких к ним форм, где происходит при всех условиях роста, для многих же других оно наблюдается только при некоторых специальных условиях, например при недостатке кислорода, избытке или, наоборот, недостатке питательных веществ. Почкование можно наблюдать у Mucor racemosus (рис. 26, *2*), многих аскомицетов (Taphrina, Bulgaria, многих Sphaeriaceae), большинства головневых и Tremellales, некоторых холобазидиомицетов (Exobasidium) и ряда несовершенных грибов.

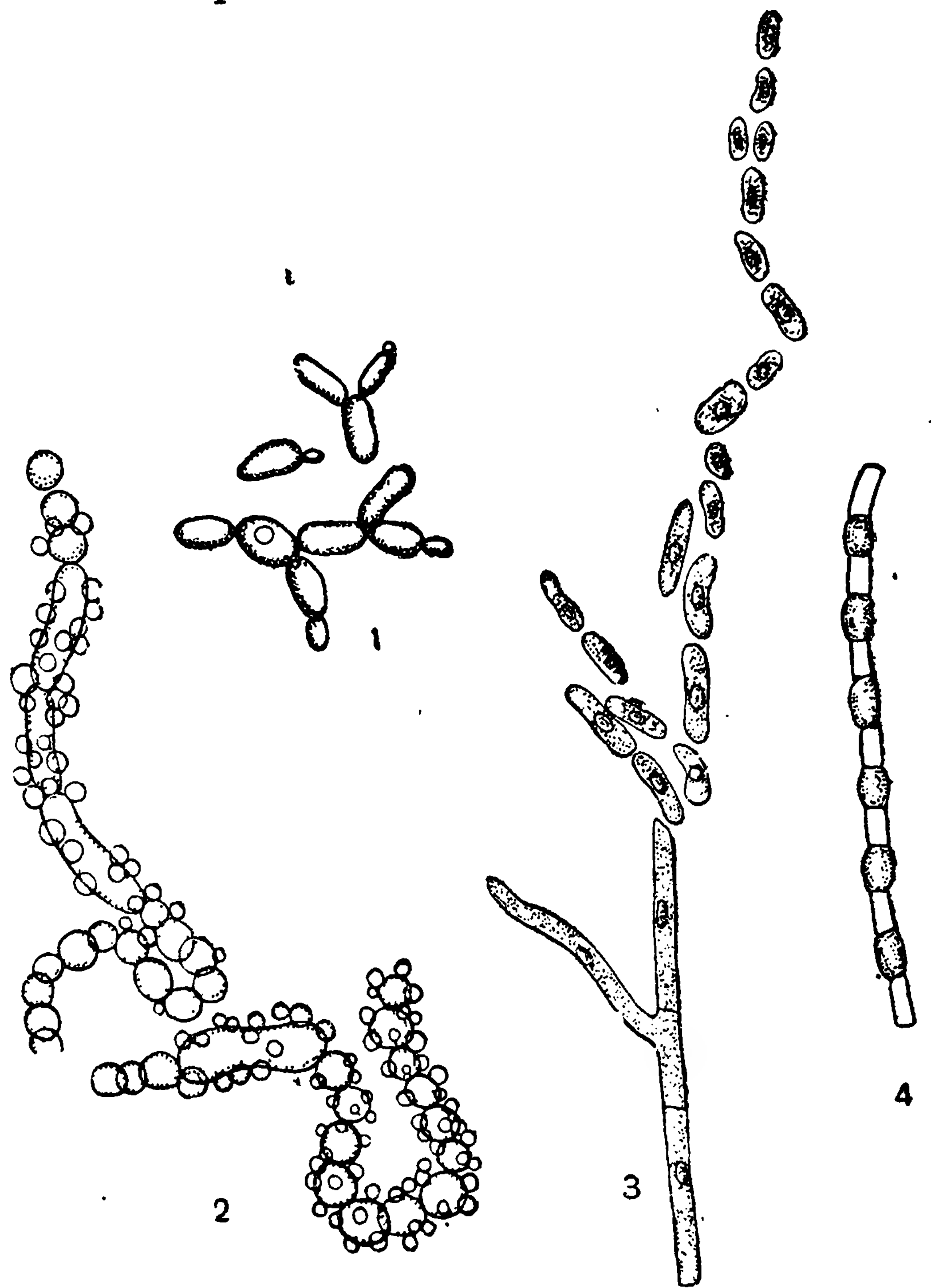


Рис. 26. *1* — почкование дрожжей; *2* — почкующийся мицелий Mucor racemosus; *3* — распадание на оидии мицелия Collybia; *4* — хламидоспоры Mucor racemosus.

Глава III

ВЕГЕТАТИВНОЕ И БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Резкой границы между этими двумя типами размножения у грибов провести невозможно, однако все же такое разделение представляет известные удобства для обзора.

Под именем вегетативного размножения понимается такое, которое осуществляется не специализированными или мало специализированными частями вегетативного тела, т. е. грибницы. Этим оно противопоставляется бесполому размножению, осуществляемому при посредстве специальных спор. В свою очередь и то и другое очень резко противополагается половому размножению, которое также сопровождается образованием спор, но в основе своей имеет половой процесс, отсутствующий как при вегетативном, так и при бесполом размножении.

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Отделенный кусок грибницы как многоклеточной, так даже и неклеточной, обыкновенно легко регенерирует, помещенный в подходящие условия, и продолжает дальше свое развитие. Этот наиболее простой способ вегетативного размножения грибов несомненно очень распространен у них в естественной обстановке и практикуется также при искусственном разведении, например при культуре шампиньона. Несколько более специализированы такие также очень распространенные случаи, когда сама грибница благодаря особенностям своего строения легко разъединяется на отдельные клетки, которые дальше

вырастают каждая в новую такую же грибницу. Сюда относится почкование, так как почкующийся мицелий параллельно со своим ростом распадается на отдельные части, т. е. размножается. Аналогичное вегетативное размножение у типичного гифенного мицелия осуществляется всего чаще путем образования о и д и й. Они получаются таким образом, что в гифах, начиная от концов их, появляются более частые чем обычно перегородки, и по ним происходит распадение на отдельные клетки большею частью овальной формы (откуда и название оидии, от греческ. oon — яйцо). Такое распадение может в конце концов захватить весь мицелий или ограничивается только его конечными разветвлениями. Отделившиеся оидии при подходящих условиях прорастают в новый мицелий. Образование их встречается у различных грибов, например у Endomyces и некоторых других Protascales, у многих гименомицетов и пр. (рис. 26, *3*). Другими органами вегетативного размножения мицелия являются х л а м и д о с п о р ы. Они образуются, например, очень легко у Mucor racemosus при неблагоприятных условиях роста При этом содержимое гиф стягивается в некоторые места и здесь одевается собственной толстой оболочкой. Это и есть хламидоспоры (рис. 26, *4*). После разрушения оставшихся пустыми частей гиф они освобождаются и могут прорастать в новый мицелий. Вместе с тем они могут выдерживать высыхание и действие других неблагоприятных условий, так что служат также для сохранения вида в течение неблагоприятного периода. В многоклетных мицелиях в хламидоспоры превращаются или целые вегетативные клетки, или предварительно разделившиеся на более короткие отрезки. В них скопляются запасные вещества, они округляются и одеваются под прежней оболочкой новой, более толстой и окрашенной. Хламидоспоры распространены у очень многих грибов, например у Perisporiaceae и многих других аскомицетов. Также у Ustilaginales их головневые споры по образованию являются хламидоспорами, хотя по характеру прорастания имеют особое значение (см. в спец. части Ustilaginales).

В случае, если клетки характера хламидоспор отличаются неопределенностью и разнообразием своей формы, то их называют г е м м а м и. Они встречаются как у низших грибов с неклеточным мицелием (Saprolegniales, Peronosporales), так и у высших.

БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Споры бесполого размножения. Как было указано выше, под бесполым размножением мы понимаем такое, которое осуществляется при посредстве особых спор. Последние развиваются обыкновенно не непосредственно на мицелии, а на особых более или менее резко обособленных ветвях его. В свою очередь эти споры могут быть э н д о г е н н о г о и э к з о г е н н о г о происхождения. Первые образуются обыкновенно в большом числе внутри особых клеток — спорангиев, почему самые споры называются с п о р а н г и о с п о р а м и, вторые (э к з о г е н н ы е) образуются на поверхности производящих их органов, которые называют конидиеносцами, а самые споры — к о н и д и я м и. У низших грибов преобладает образование спорангиоспор, и только у сравнительно немногих встречаются конидии, тогда как у высших имеются только последние. Причину этого явления нужно видеть в общей эволюции грибов, шедшей в сторону приспособления к наземному образу жизни. Из низших форм многие являются еще чисто водными растениями, и даже их споры нередко представлены в виде зооспор. Однако из них уже у мукоровых грибов, перешедших к наземному существованию, наблюдается местами превращение спорангиев в конидии. Можно думать, что в воздушной среде не всегда имеются достаточно благоприятные условия (например влажность) в течение того сравнительно значительного промежутка времени, какой требуется для развития массивного спорангия; маленькие же конидии могут быстро закончить свое развитие и этим обеспечить размножение гриба. У высших грибов, еще более приспособленных к наземному существованию, конидии сделались единственным элементом бесполого размножения.

Эндогенные спороношения. Как было указано выше, у некоторых низших грибов в спорангиях образуются зооспоры. Они представляют голые участки протоплазмы с одним ядром и одним или двумя жгутиками, при помощи которых активно передвигаются в воде. Такие зооспоры характерны для архимицетов и оомицетов (рис. 27, *1*). Спорангии, в которых они образуются (зооспорангии), большею частью диференцированы весьма слабо и развиваются из кончиков обыкновенных вегетативных гиф. Они отделяются перегородкой от остальной части гифы, и зооспоры образуются в них в результате распадения общей протоплазмы на голые одноядерные участки, вырабатывающие жгутики. У других грибов (главным образом Mucoraceae) споры представляют клетки, одетые твердой оболочкой, лишенные органов движения и большей частью многоядерные. Спороношения здесь более высокодиференцированы. Спорангии образуются на особых спорангиеносцах, которые, хотя и являются по происхождению ветвями вегетативного мицелия, но резко отличаются обыкновенно своей большей толщиной, ограниченным ростом, характером ветвления (или полным отсутствием ветвления) и своими тропизмами (отрицательный геотропизм, положительный фототропизм и т. д.), благодаря чему растут кверху от субстрата (рис. 27, *2*). На их концах только в воздушной среде образуются спорангии в виде довольно массивных шаровидных вздутий, отделяющихся от спорангиеносца перегородкой. В них уже формируются споры путем распадения общей протоплазмы спорангия на отдельные большей частью многоядерные участки, которые округляются и одеваются собственными оболочками (рис. 1, *1* и *2*). Освобождаясь через разрыв оболочки спорангия, они распространяются далее токами воздуха.

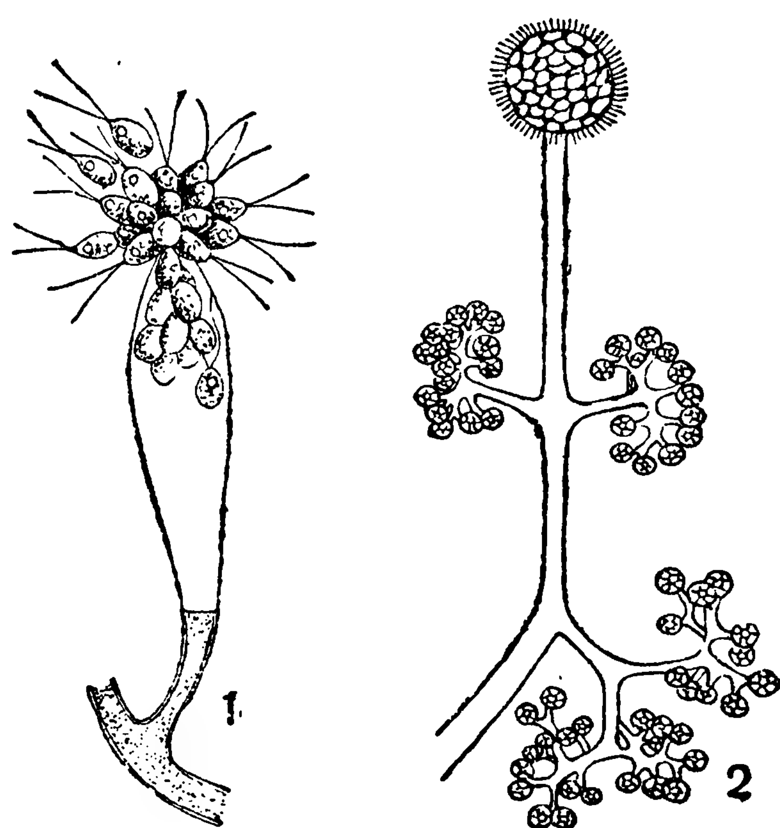


Рис. 27. *1* — зооспорангий Saprolegnia; *2* — спорангиеносец Thamnidium.

Экзогенные (конидиальные) спороношения. Эти спороношения гораздо разнообразнее эндогенных. Во-первых, здесь различны самые споры или конидии. Они залагаются всегда как одна клетка, насколько известно, чаще многоядерная и имеющая большею частью округлую или овальную форму. Часто они и в дальнейшем остаются такими же (например у Penicillium, Aspergillus, Botrytis и многих других), но нередко они затем значительно вытягиваются в длину, принимая цилиндрическую или веретеновидную форму, делясь при этом обыкновенно поперечными перегородками на ряд клеток (у Cercospora, Fusarium, Septoria и др.; рис. 28, *1* и *2*). В других случаях дело не ограничивается только этими перегородками, а появляются и продольные, так что готовая конидия представляет уже довольно массивное клеточное тело, как у Macrosporium (рис. 28, *3*). Встречаются и более сложные формы конидий, например в виде лопастных тел, напоминающих отчасти очертания клетки десмидиевых водорослей (Desmidospora), в виде нити, закрученной в крутую спираль (Helicosporium или Helicoon), в виде якоревидных тел (Trinacrium) и т. п. (рис. 28, *4*, *5*, *7*). В некоторых случаях на одном или обоих концах веретеновидных конидий помещаются пучки длинных нитевидных выростов (Pestalozzia, Dilophospora) и т. д. (рис. 28, *6*) [1].

Конидиеносцы, так же как и спорангиеносцы, представляют особые ветви мицелия, отличающиеся строением, характером ветвления и роста. Они поднимаются от субстрата кверху и образуют на своих концах конидии, за немногими исключениями, только в воздушной среде. Редко конидии образуются сбоку на конидиеносце, например у Tomentella.

---

[1] Вообще наиболее сложно построенные конидии встречаются у так называемых Fungi imperfecti, где они являются единственными органами размножения.

Конидиеносец иногда состоит из одной клетки и тогда обыкновенно не ветвится (Aspergillus), но иногда и в этом случае наблюдается ветвление (Oedocephalum, рис. 29, *1*). Более распространены многоклетные и притом разветвленные конидиеносцы. Их ветвление весьма разнообразно и характерно для отдельных групп и их представителей. Благодаря ему увеличивается продукция конидий, образующихся как правило только на концах ветвей (апикально).

Развитие конидий. Что касается развития конидий, то оно происходит следующим образом. Кончик конидиеносца слегка разрастается и дает обыкновенно небольшое вздутие, куда притекает особо обильная протоплазма с клеточными ядрами. Затем появляется поперечная перегородка, отделяющая вздутый кончик от нижележащего конидиеносца. Конидия затем увеличивается в размерах, утолщает свою оболочку отложением внутренних слоев, первичная же поперечная перегородка очевидно расслаивается затем на две пластинки, которые отклеиваются друг от друга, начиная от периферии, и выгибаются от тургора обеих клеток наружу, навстречу друг другу. Лишь в самом центре, где находится протоплазменное соединение между конидией и конидиеносцем, связь остается дольше. Когда обрывается и она, конидия спадает. В некоторых случаях этим образованием одиночной конидии дело и кончается, но чаще после опадения первой конидии подобным же образом на ее месте образуется вторая и т. п. Это имеет место, например, в большинстве пикнид, а также и среди многих свободных конидиеносцев (Verticillium и многие другие, рис. 29, *2*). Не менее часто наблюдается, что на конце конидиеносца одновременно находится несколько конидий, или расположенных головкой или в ряд — четкообразно. Первое — образование головки — происходит таким образом, что на конце конидиеносца последовательно или одновременно образуется несколько выростов, иногда ничтожной величины, которые, однако, каждый отчленяют вышеописанным образом по конидии. При этом нередко кончик конидиеносца головчато расширяется, чем увеличивается поверхность для образования большего числа конидий (Oedocephalum, рис. 29, *1*). У Aspergillus выросты, отчленяющие конидии, имеют характер небольших многоядерных цилиндрических клеток, соединенных в основании узким отверстием с общей полостью головки конидиеносца; они называются стеригмами. У близкого к Aspergillus рода Sterigmatocystis дело пошло еще дальше: здесь каждый такой вырост состоит из основной клетки, а на дистальном конце ее располагается несколько цилиндрических стеригм, несущих конидии (рис. 29, *3*) [1].

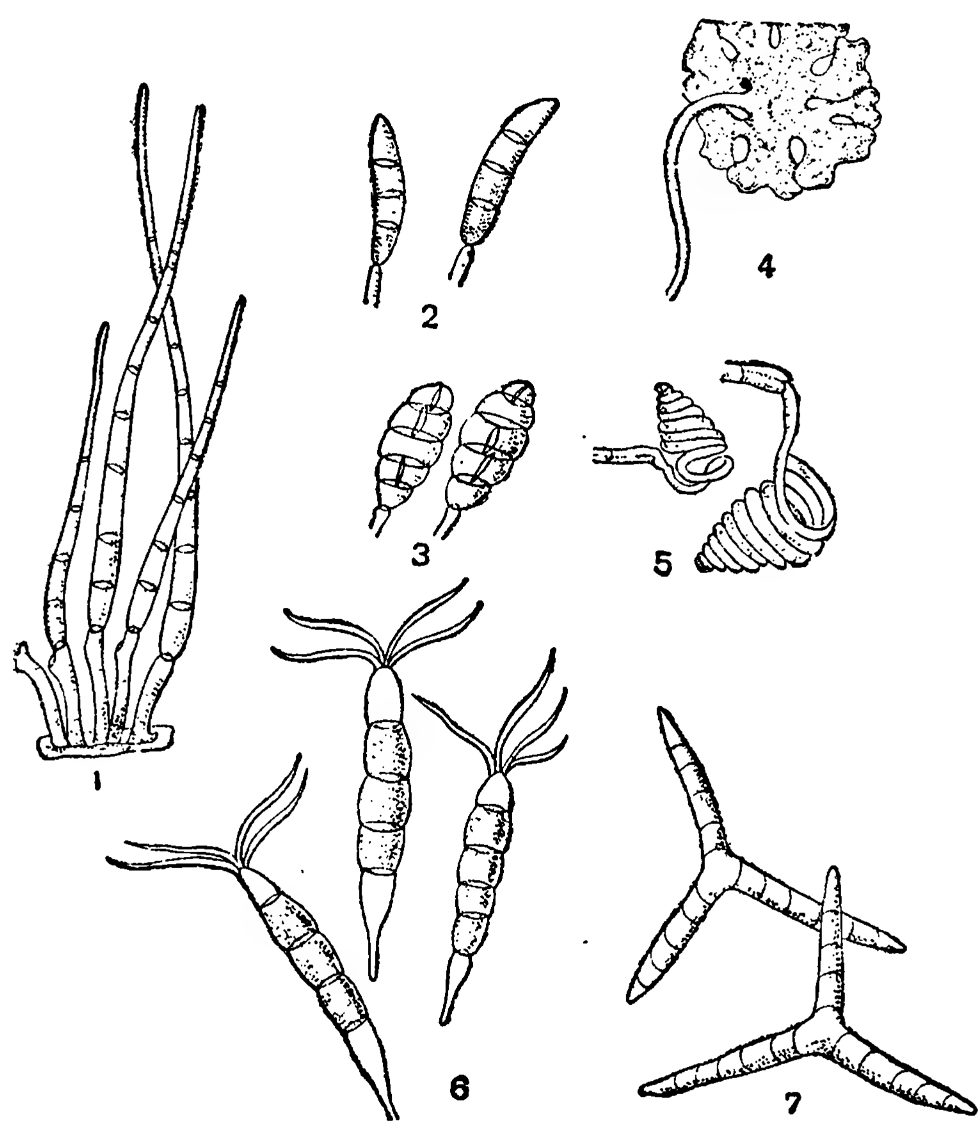


Рис. 28. Строение и форма конидий. *1* — Cercospora; *2* — Fusarium; *3* — Macrosporium; *4* — Desmidospora; *5* — Helicoon; *6* — Pestalozzia; *7* — Trinacrium.

Ч е т к а, или ц е п о ч к а, к о н и д и й может быть б а з и п е т а л ь н о й или а к р о п е т а л ь н о й. Первая развивается следующим образом: после отделения первой конидии, но раньше чем она отпадет, конидиеносец под ней подобным же образом развивает вторую, за ней третью и т. д. В резуль-

[1] Образование головки, особенно в таких случаях, как у Aspergillus или Sterigmatocystis, может рассматриваться, строго говоря, как образование коротких ветвей на конце конидиеносца (аналогично, например, некоторым соцветиям, как головки или корзинки сложноцветных); однако при описании соответственных форм их конидиеносцы определяются обычно как неразветвленные, так как здесь принимаются во внимание только более развитые ветви.

тате получается цепочка, в которой верхняя конидия—самая старая и обыкновенно самая крупная, а от нее вниз идут все более молодые и мелкие. По мере того как верхние конидии обваливаются, снизу, со стороны стеригмы, образуются новые, так что цепочка в общем сохраняет свою длину. Этот тип наиболее обычен. Он прекрасно выражен, например, у Erysiphaceae (рис. 29, *5*) или на более сложном разветвленном конидиеносце у Penicillium (рис. 29, *4*) и многих других. Акропетальные цепочки встречаются значительно реже. При их развитии первая отделенная конидия, разросшись и сделавшись большей частью многоклетной, дает на своей вершине вырост, развивающийся дальше в такую же вторую конидию. На ее вершине таким же образом развивается третья и т. д. (рис. 29, *6*). В результате в цепочке самой старой и крупной оказывается нижняя конидия, а самой молодой — верхняя. Акропетальные цепочки могут иногда ветвиться, что происходит благодаря появлению на верхушке какой-нибудь конидии не одного, а двух выростов, развивающихся указанным образом в две цепочки. В базипетальных цепочках, как ясно из их развития, таких ветвлений быть не может. Акропетальный тип встречается большей частью у форм с сложными многоклетными конидиями (Septosporium, Alternaria).

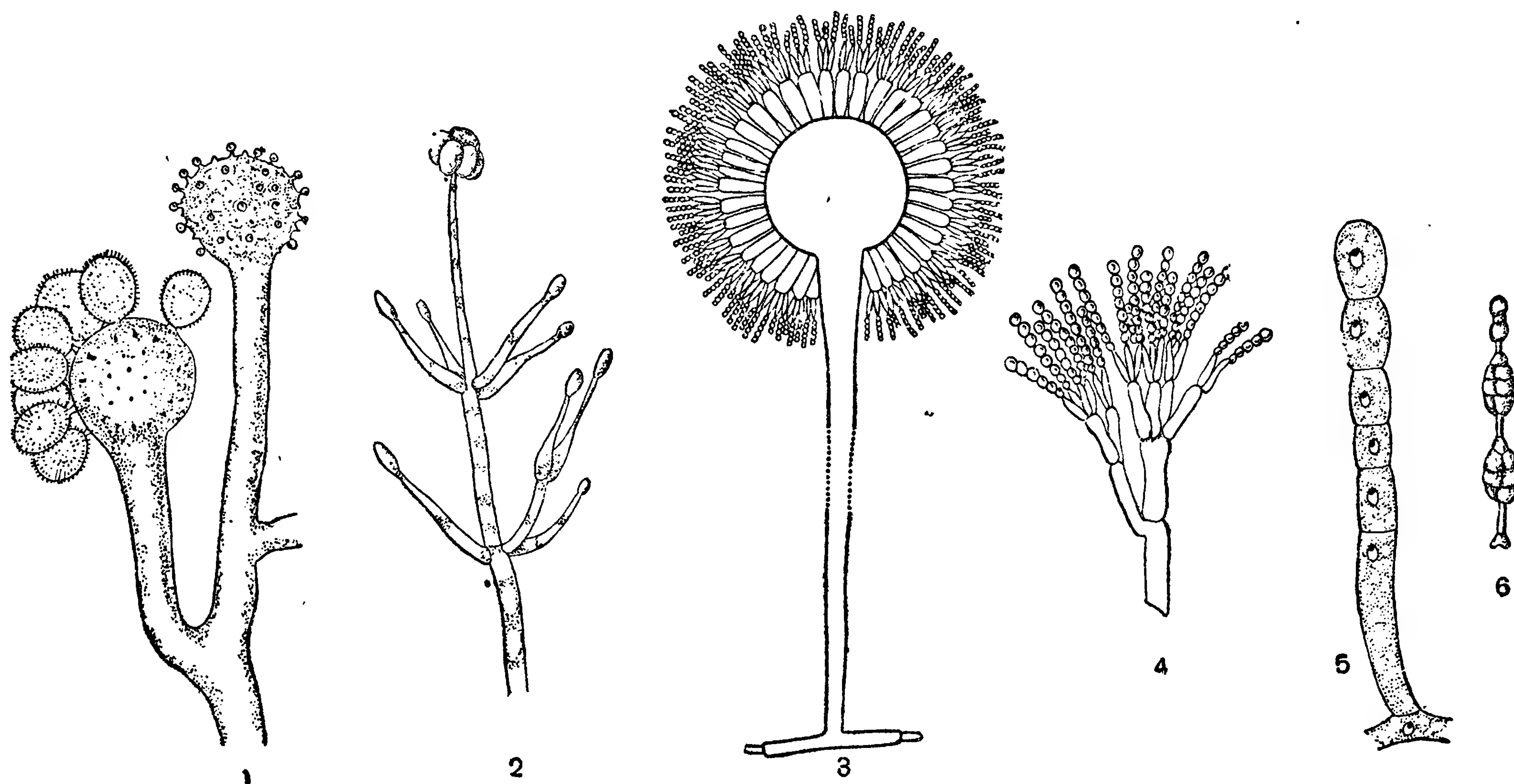


Рис. 29. Конидиеносцы: *1* — Oedocephalum; *2* — Verticillum; *3* — Sterigmatocystis; *4* — Penicillium; *5* — Erysiphe; *6* — Septosporium.

У Aspergillus, Sterigmatocystis и некоторых других каждая стеригма, сидящая на головке, отделяет не одну конидию, а целую базипетальную цепочку. Таким образом, здесь скомбинированы и головчатое и четкообразное расположение спор, и головка является сложной (подобно, например, какому-нибудь сложному соцветию). Конечно, благодаря этому она несет особо большое число конидий. Например, по приблизительному подсчету у Sterigmatocystis niger в одной головке содержится их не менее 10 000; кроме того, нужно принять во внимание их возобновление по мере отпадения более старых. Из других сложных и особенно типичных конидиеносцев следует указать еще Penicillium. Здесь многоклетный конидиеносец в верхней части дает две-три ветви, которые в свою очередь два-три раза ветвятся, причем последние разветвления представляют стеригмы, а на них сидят базипетальные четки спор. Все спороношение имеет известное сходство с кисточкой, откуда и название Penicillium, по-русски — кистевик (рис. 29, *4*).

Группы конидиеносцев. Выше было разобрано строение отдельных конидиеносцев; однако у многих форм они соединяются в тесные группы, которые выделяют обычно на следующие три основные категории: коремия, ло-

же и пикнида. Впрочем, резкой границы между ними провести нельзя. Коремией называют пучок тесно сближенных и склеенных большей частью своими боками конидиеносцев, отшнуровывающих каждый на своей верхушке конидии. Они характерны особенно для целой группы несовершенных грибов, называемой Coremiales (представители, например, Stysanus, Graphium, Sphaerostilbe и др., рис. 30, *1*), но встречаются изолированно и среди других групп, например у некоторых видов Penicillium. Типичные коремии имеют вид узких и сравнительно высоких колонок; если они более широкие и низкие, то представляют переход к ложу.

Ложе в типичном случае состоит из плоского сплетения гиф, на поверхности которого тесным слоем, называемым иногда гимением, располагаются конидиеносцы, большей частью короткие и мало или совсем не ветвящиеся. На концах своих, т. е. на верхней свободной поверхности своего слоя, они отделяют конидии (большей частью одиночные). Такие ложа особенно характерны для большой группы несовершенных грибов Melanconiales (представители: Gloeosporium, Coryneum, рис. 30, *2*), но встречаются и в других группах, например в уредо-спороношениях ржавчинных грибов. Часто ложа залагаются внутри субстрата (ткани питающего растения у паразитных форм) и долгое время остаются прикрытыми, освобождаясь лишь через разрыв наружных покровов к моменту созревания спор. Нередко, далее, с боков ложа окружены кольцом стерильных гиф, представляющих зачаточную оболочку всего спороношения. При большем развитии ее получается переход к пикниде.

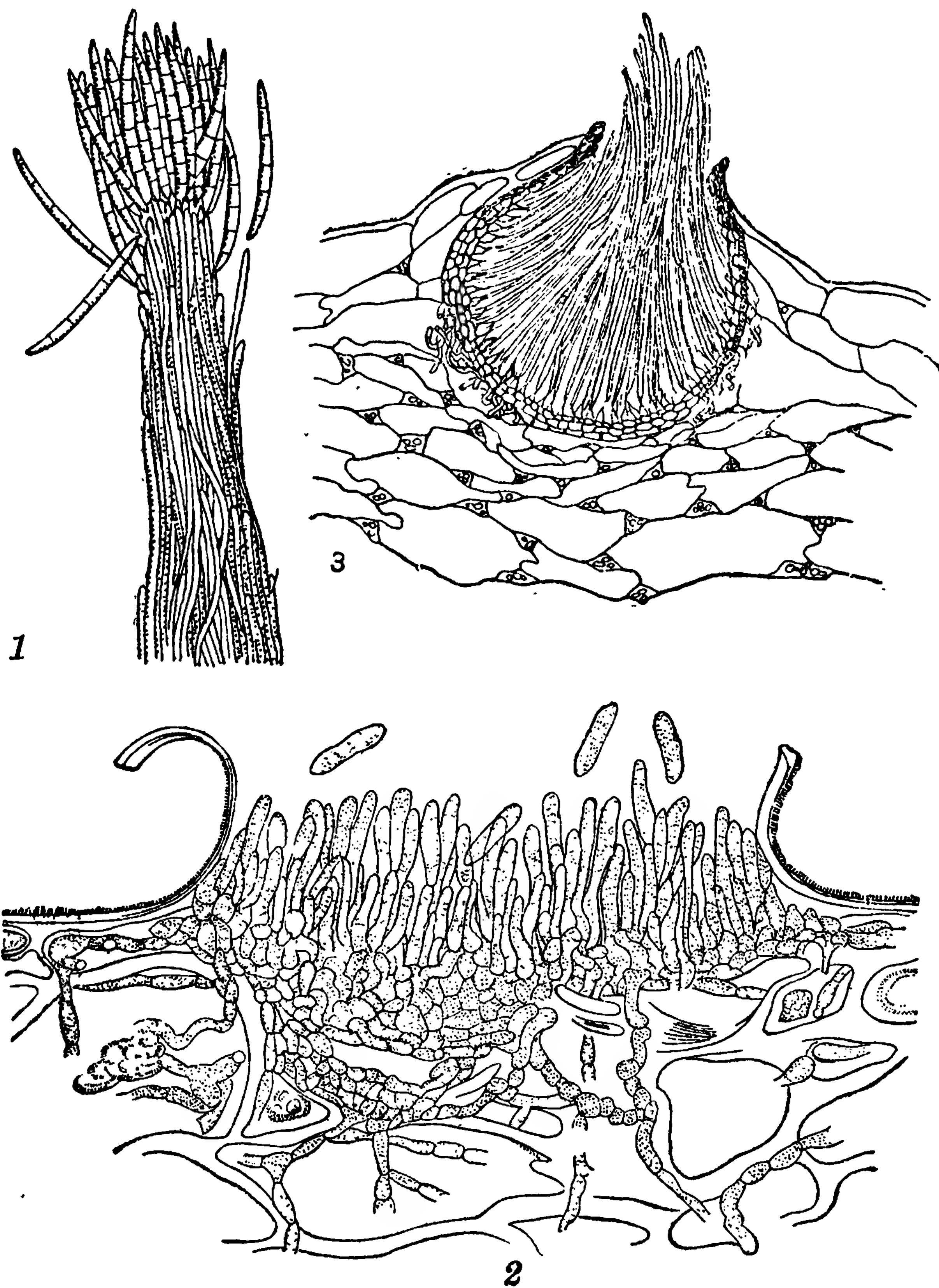


Рис. 30. *1* — коремия Sphaerostilbe; *2* — ложе Gloeosporium; *3* — пикнида Septoria.

Пикнида в типичном виде представляет округлое образование, одетое общей параплектенхиматической или прозоплектенхиматической оболочкой с узким отверстием наверху. От оболочки внутрь по радиусам отходят расположенные тесным слоем короткие конидиеносцы. Отделяемые ими споры (пикноспоры или стилоспоры) скопляются в центральной полости и оттуда через верхнее отверстие выходят наружу, погруженные обыкновенно в общую массу слизи. Пикниды типичны для большой группы несовершенных грибов Spaeropsidales (Septoria, Phoma и др., рис. 30, *3*) и встречаются также в качестве конидиальных спороношений у многих сумчатых грибов, а также у ржавчинных (так называемые спермогонии). В подробностях строение пикнид может быть различным. Иногда они не одиночны, а соединены по нескольку в общей строме; иногда не округлены, а приплюснуты сверху вниз и при созревании открываются более широким отверстием и т. д. Последнее является переходом к ложу.

Эндоконидии. От типичных экзогенных конидий несколько отличаются так называемые эндоконидии. Они известны у немногих форм (Thielavia,

Endoconidiophora и некоторых других) и образуются следующим образом: прямые неветвящиеся конидиеносцы, начиная сверху, делятся на короткие клетки-конидии. По мере их развития и обособления внутреннего слоя оболочки от наружной общей боковой стенки конидиеносца они постепенно выталкиваются из нее, как из чехла, растущими нижними клетками. Таким образом, в основе мы имеем здесь ту же цепочку конидий, но только в ее образовании не принимают участие самые наружные слои оболочки (рис. 31 и 32). Подобные же по своему происхождению эндоконидии развиваются у Laboulbeniales, но там им приписывается функция мужских половых элементов, почему их называют спермациями.

Распространенность бесполого размножения. Бесполое размножение свойственно преимущественно гаплоидной фазе грибов, поэтому оно очень типично для фикомицетов, у которых вся жизнь за исключением зиготы проходит в гаплоидном состоянии, и широко распространено у аскомицетов, где также гаплоидное состояние является преобладающим. Сюда же нужно причислить и

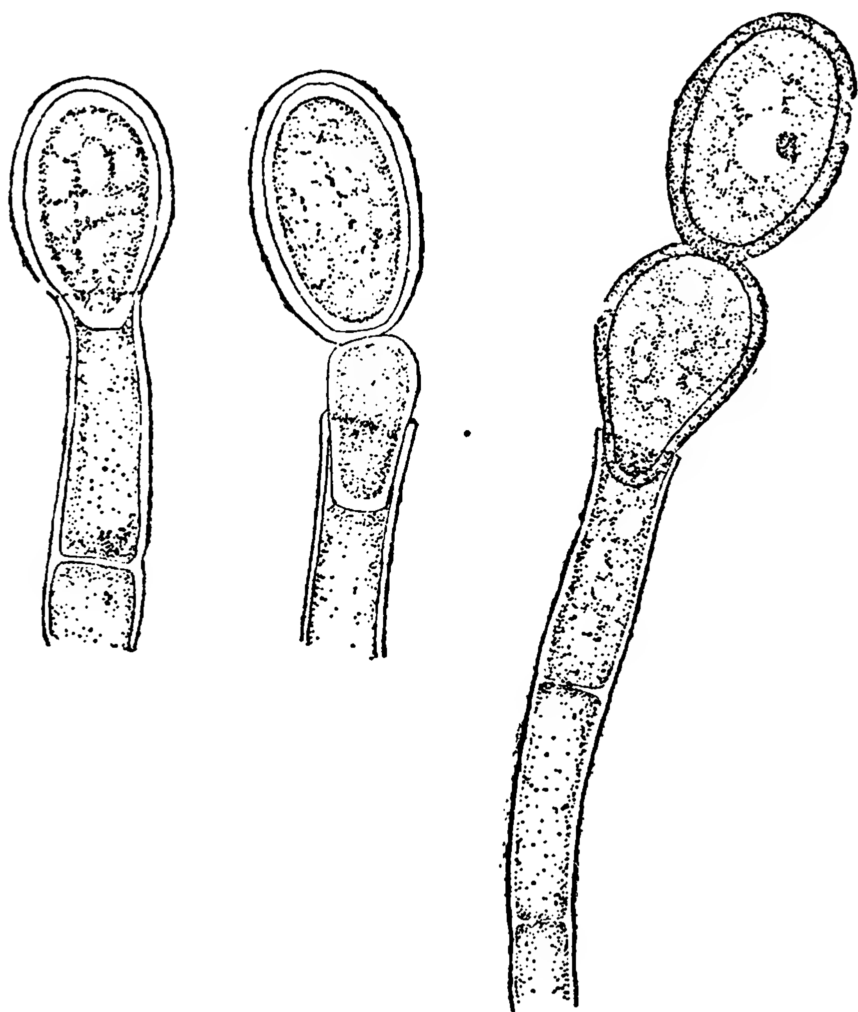
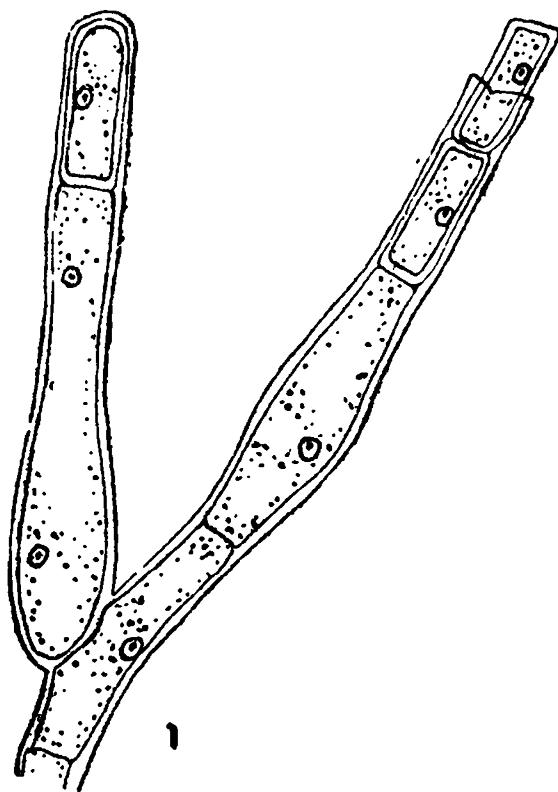


Рис. 31. Эндоконидии у Ceratostomella fimbriata.



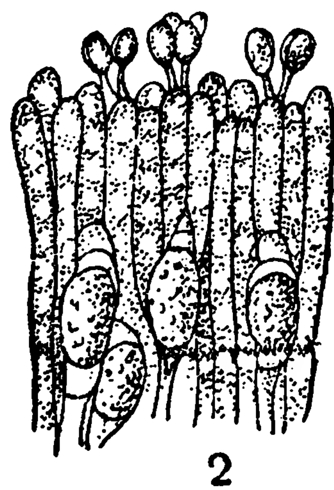


Рис. 32. *1* — эндоконидии у Thielavia; *2* — Nyctalis, хламидоспоры между базидиями.

несовершенные грибы как большею частью гаплоидные бесполые состояния сумчатых. Что касается базидиомицетов, у большинства которых преобладает диплоидная фаза, а гаплоидная представлена только большею частью недолговечным первичным мицелием, то в соответствии с этим бесполое размножение у них за исключением Uredinales распространено значительно меньше и не достигает такого разнообразия и совершенства форм. Наиболее сложные бесполые спороношения — пикниды — здесь почти совсем неизвестны (за исключением относящихся к гаплоидной фазе спермогониев Uredinales). Главным образом здесь наблюдаются несложно построенные конидиеносцы без образования цепочек конидий или еще чаще оидии, относящиеся уже к вегетативному размножению. Один из наиболее совершенных примеров органов бесполого размножения базидиомицетов мы имеем у Fomes annosus, где они представлены конидиеносцами типа Oedocephalum, шаровидно вздутыми на конце и несущими многочисленные конидии. Органы бесполого размножения у высших базидиомицетов образуются, насколько известно, преимущественно на первичном гаплоидном мицелии, на диплоидном же известны главным образом хламидоспоры (например у Nyctalis из Agaricaceae, а также у некоторых Polyporaceae, рис. 23, *2*). Диплоидны также и упомянутые конидиеносцы Fomes annosus.

Глава IV

ПОЛОВОЕ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ. СМЕНА ГЕНЕРАЦИЙ И ЯДЕРНЫХ ФАЗ

Половое воспроизведение у грибов и связанные с ним процессы апогамии, смены ядерных фаз и пр. представляют много своеобразного и различного у разных групп. Ввиду того, что выяснение подробностей характера и эволюции полового процесса является важнейшим моментом для понимания всей эволюции грибов, этим вопросам будет посвящено достаточное внимание в специальной части; здесь же можно ограничиться только освещением основных положений и схем.

Выше уже были отмечены основные различия в разбираемом отношении между низшими и высшими грибами. У первых (архимицетов и фикомицетов) непосредственным результатом оплодотворения является спора, имеющая почти всегда характер покоящейся споры При прорастании она дает или прямо вегетативный мицелий (Monoblepharis), или чаще развивает спорангий (так называемый з а р о д ы ш е в ы й с п о р а н г и й) со значительным количеством спор в нем (рис. 33, *5*; 34, *4*). У высших грибов (аскомицетов и базидиомицетов) продукт оплодотворения не переходит в состояние споры, а развивается дальше в особую диплоидную генерацию, которая в конце своего развития приносит обыкновенно в большом числе спорообразующие органы, а в них или на них — споры размножения. Результатом развития этой диплоидной генерации, цитологически характеризуемой как дикариофит (см. стр. 10), является увеличение числа спорообразующих органов и этим увеличение количества спор, которые имеют свои корни в половом акте и при образовании которых имеет место редукционное деление. А это генетически соответствует разъединению признаков и образованию новых комбинаций их, т. е. получившиеся таким путем споры оказываются генетически неоднородными.

НИЗШИЕ ГРИБЫ

У архимицетов для некоторых форм установлена копуляция одинаковых п л а н о г а м е т (подвижных гамет), не отличающихся по существу от зооспор бесполого размножения (некоторые виды Olpidium, Synchytrium endobioticum; рис. 33, *1*). В других случаях наблюдается г о л о г а м и я, т. е. слияние в половом процессе двух вегетативных особей, не диференцированных как специальные гаметы. При этом они или непосредственно прикладываются друг к другу, и содержимое одной (часто меньшей) переливается в другую (Sporophlyctis, некоторые Chytridium), или между ними образуется более или менее длинный копуляционный отросток (Zygorhyzidium, Polyphagus.) Соответственно общему строению Mycochytridiales сливающиеся особи здесь одноядерны, но у Olpidiopsis (из Myxochytridiales), где имеется такое же слияние, они многоядерны и могут быть сравнены с целыми гаметангиями, в которых только не произошло обособления отдельных гамет.

Среди оомицетов наиболее примитивным в смысле полового процесса является Allomyces javanicus, недавно изученный Книпом (1929). Здесь наблюдается а н и з о г а м и я — слияние двух подвижных гамет неодинаковой величины (♂ и ♀). По строению они (особенно ♀) сходны с зооспорами бесполого размножения, но отличаются от них физиологически (рис. 33, *2*). Allomyces и, может быть, другие Blastocladiaceae, которые, кроме названного примера, не изучены в половом отношении, представляют дальнейший этап эволюции изогамных хитридиевых (как Olpidium). У остальных оомицетов имеется резко выраженная о о г а м и я. У Monoblepharis женская гамета — яйцо в виде одноядерной шаровидной клетки свободно лежит в оогонии и даже иногда высовывается из него. Мужские гаметы представлены сперматозоидами — подвижными одножгутиковыми клетками, образующимися по несколько штук

в антеридии. Оплодотворение состоит в слиянии сперматозоида с яйцом (рис. 33, *3*). У остальных оомицетов (и вообще у всех остальных грибов) обособленных сперматозоидов не образуется; мужской орган представлен здесь антеридием, почти всегда многоядерным и поэтому сравнимым с целым гаметангием, но без диференцировки на отдельные гаметы. Женский орган — оогоний — построен не везде одинаково. У Saprolegniaceae он закладывается как многоядерная клетка, поэтому также сравним с гаметангием. Затем в нем происходит отмирание значительного числа ядер, и протоплазма распадается на некоторое число одноядерных яйцеклеток. Оплодотворение состоит в том, что антеридий пускает

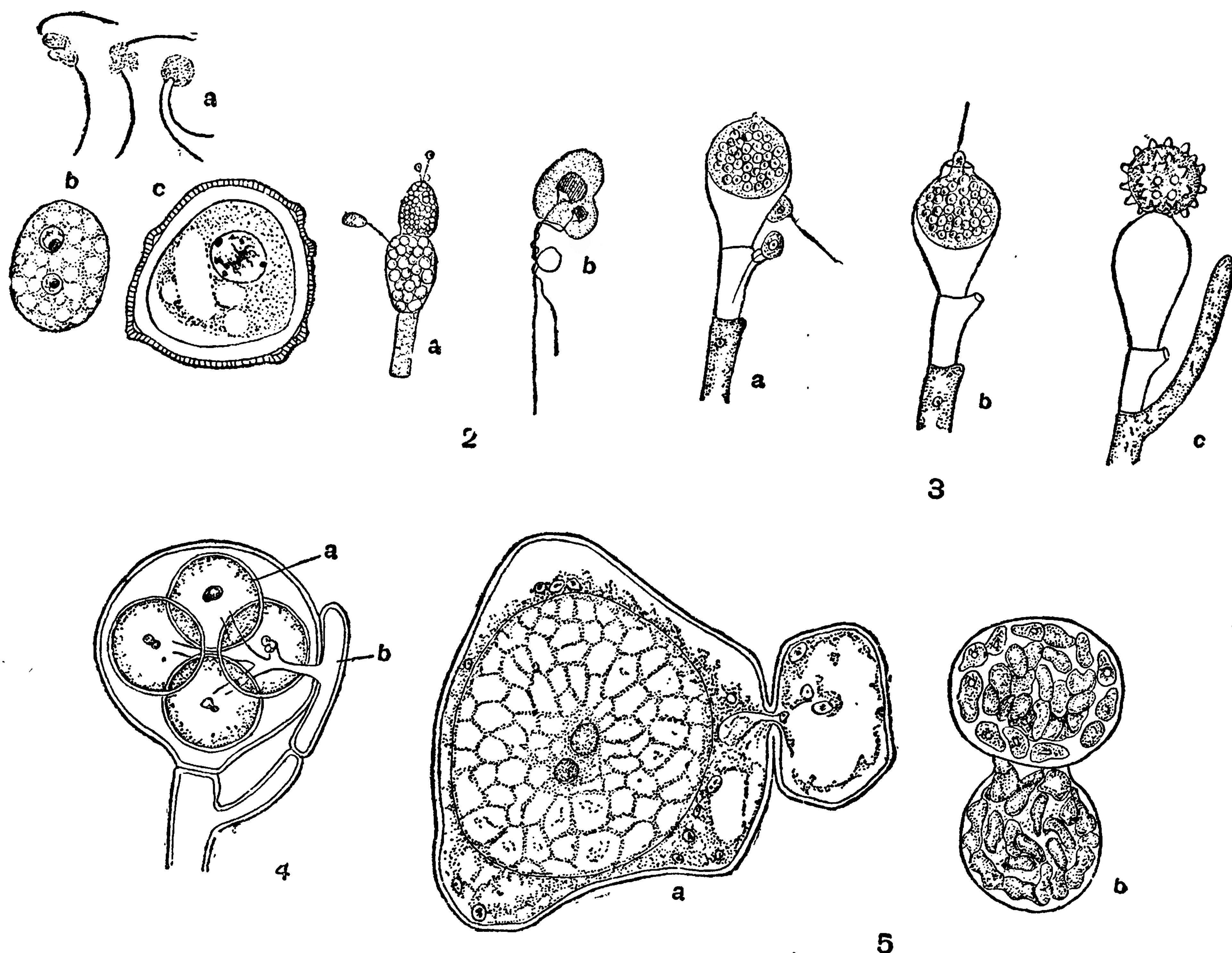


Рис. 33. Половой процесс низших грибов (архимицетов и оомицетов). *1* — Olpidium viciae: *a* — копуляции гамет, *b* и *c* — молодая и взрослая зиготы; *2* — Allomyces javanicus; *a* — мужской и женский гаметангии; *b* — копуляция гамет; *3* — Monoblepharis sphaerica: *a* и *b* — оплодотворение, *c* — ооспора; *4* — Saprolegnia: *a* — яйцеклетки, *b* — антеридий; *5* — Albugo candida: *a* — оплодотворение, *b* — прорастание ооспоры.

отростки, прободающие оболочку оогония (оплодотворяющие отростки); они ветвятся и концами прикладываются к яйцеклеткам, переливая затем в них часть своего содержимого с одним ядром; позднее оно сливается с ядром яйцеклетки (рис. 33, *4*). У Peronosporales и некоторых Saprolegniales, например Araiospora, в оогонии диференцируется всегда только одно яйцо, на образование которого идет, однако, не вся протоплазма, а лишь центральная часть ее. периферическая же часть остается в виде так называемой **периплазмы** и служит для питания яйцеклетки и образования затем толстой оболочки около ооспоры. Оогоний здесь также залагается как многоядерная клетка и может быть сравнен с гаметангием. При диференцировке в нем яйцеклетки эта последняя в большинстве случаев получает только одно ядро, а остальные отходят в периплазму (рис. 33, *5*); однако у Albugo bliti и Albugo portulacae яйцеклетка оказывается многоядерной. При оплодотворении у большинства в яйцеклетку переходит только одно мужское ядро, сливающееся с женским, а у Albugo bliti и A. portulacae таким же образом переходит много мужских ядер, которые и сливаются попарно с имеющимися там женскими ядрами.

У зигомицетов половой процесс, называемый зигогамией, заключается в слиянии двух большею частью многоядерных клеток — гаметангиев, содержимое которых лишено диференцировки, какая хотя бы имеется в оогониях оомицетов. Они образуются обыкновенно на концах особых коротких ветвей мицелия (копуляционных ветвей) и большей частью совершенно одинаковы по величине и строению (изогамия) (рис. 34, *1*). Однако иногда наблюдаются некоторые различия; например у Zygorhynchus или Absidia (из мукоровых) и некоторых других одна клетка всегда больше другой, так что здесь получается некоторый зачаток анизогамии (гетерогамии) (рис. 34, *2*). Наконец, у Endogone и Basidiobolus сливающиеся клетки формируются как одноядерные, и в зиготе происходит слияние только одной пары клеточных ядер. Таким образом, и у зигомицетов в эволюции полового процесса происходит замена множественного оплодотворения при слиянии двух гаметангиев простым соединением одноядерных элементов, которые можно сравнить с гаметами, хотя и лишенными диференцировки (рис. 34, *3*).

Хотя прорастание половых покоящихся спор у низших грибов (архимицетов, оомицетов и зигомицетов) изучено цитологически очень недостаточно,

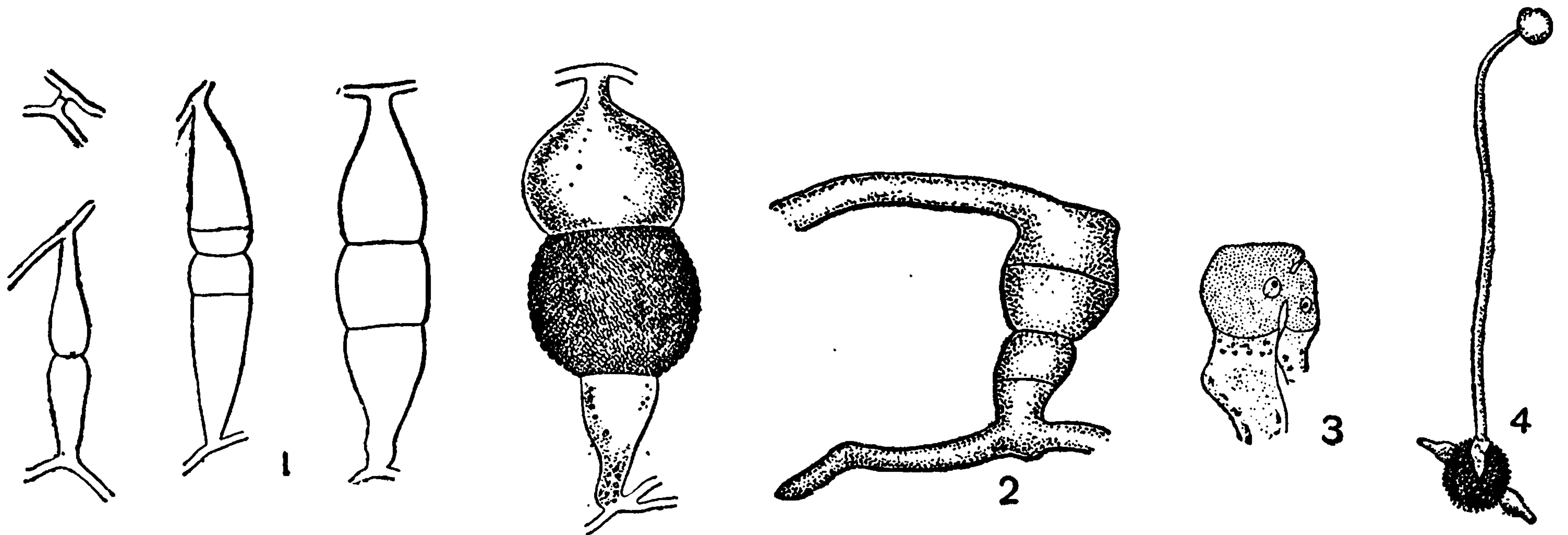


Рис. 34. Половой процесс зигомицетов. *1* — Rhizopus nigricans; *2* — Absidia spinosa — гетерогамная копуляция; *3* — Endogone — гетерогамная копуляция одноядерных клеток; *4* — Mucor—прорастание зигоспоры образованием зародышевого спорангия.

но все-таки в некоторых случаях установлено, что оплодотворенное диплоидное ядро делится при прорастании редукционным путем (например у Olpidium viciae, — Kusano, 1912; Saprolegnia monoica, — Claussen, 1908; Plasmopara viticola, — Arens, 1929). В других случаях за это говорят генетические данные: разделение полов и расщепление признаков гибридов (у многих мукоровых). Поэтому полагают, что при прорастании споры, происшедшей половым путем, имеет место редукция и возвращение к гаплоидному состоянию.

Необходимо отметить, наконец, что покоящиеся споры, сходные с половыми, образуются иногда и без всякого оплодотворения. Такое явление имеет место и среди хитридиевых и особенно известно среди мукоровых и сапролегниевых. У мукоровых иногда развиваются так называемые азиготы — или парой, на месте подошедших друг к другу, но не слившихся гаметангиев, или одиночно, на отдельно стоящей копуляционной ветви. У многих сапролегниевых антеридии образуются далеко не постоянно, а у некоторых видов совершенно отсутствуют; тем не менее в их оогониях яйцеклетки развиваются партеногенетически как бы в настоящие ооспоры (партеноспоры). Возникающие таким путем споры прорастают также после периода покоя совершенно сходным образом с половыми спорами, но, как нужно думать, без редукционного деления ядер.

АСКОМИЦЕТЫ

Среди аскомицетов наиболее просто половое воспроизведение осуществляется у Protascales. Например, у Eremascus fertilis две рядом лежащие клетки мицелия дают около разделяющей их поперечной перегородки короткие одно-

ядерные выросты, которые и сливаются друг с другом. Копуляционная клетка, или зигота, не превращается прямо в спору, как у низших грибов, а продолжает развиваться дальше, причем ее копуляционное диплоидное ядро делится три раза (происходит редукция числа хромозом), и около образовавшихся восьми ядер формируются свободно лежащие восемь спор (рис. 35, *1*). Таким образом, здесь зигота прямо вырастает в сумку. Единственным диплоидным состоянием является копуляционная клетка, и ее диплоидное ядро сейчас же претерпевает редукцию при своем первом делении. Поэтому здесь, как и у низших грибов, по существу представлено только гаплоидное состояние. То же имеется у ряда других Protascales. У некоторых дрожжей, например у Schizosaccharomyces octosporus, сливаются при образовании сумки две свободно живущие клетки, т. е. наблюдается явление, которое можно назвать хологамией. Дальнейшее развитие происходит таким же образом, как у Eremas-

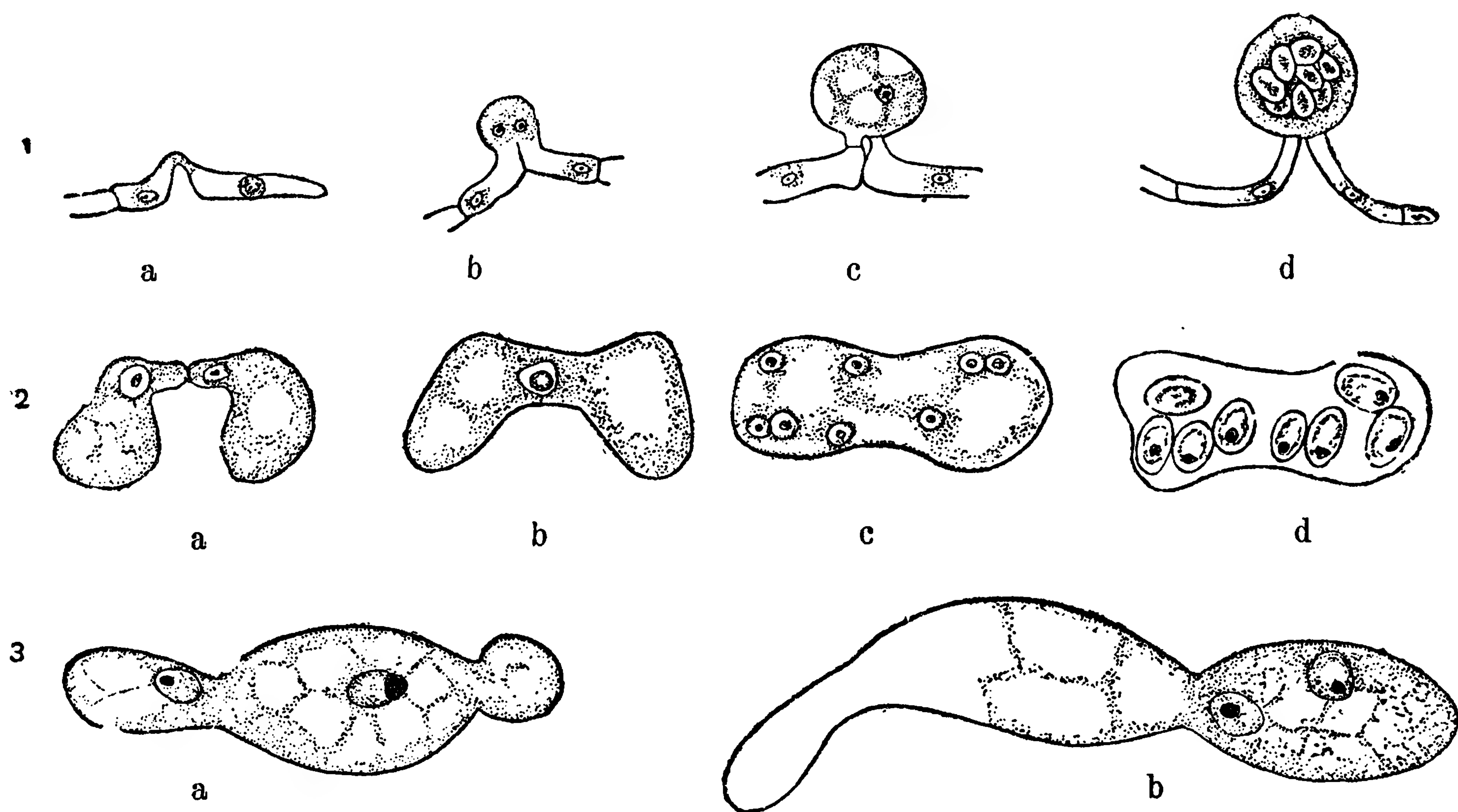


Рис. 35. Половой процесс аскомицетов (Protascales): *1* — Eremascus fertilis; *a* — *d* — последовательные стадии, в *d* — аск с 8 аскоспорами; *2* — Schizosaccharomyces octosporus, *d* — аск с 8 аскоспорами; *3* — Nadsonia fulvescens — гетерогамная копуляция с образованием сумки из выроста большей (женской) клетки.

cus (рис. 35, *1*). Следует отметить, что здесь, как и у низших грибов, часто собственно оплодотворения, т. е. слияния клеток, не наступает, и сумка развивается партеногенетически из одной клетки; при этом, понятно, в ней не происходит слияния двух ядер и не наблюдается редукции ее ядра (гаплоидного) при образовании спор. Так обстоит, например, дело у некоторых видов Endomyces (например End. decipiens и др.) и также у многих дрожжей, в том числе у обыкновенных культурных пивных дрожжей (Saccharomyces cerevisiae) [1].

Все остальные сумчатые грибы, которые можно назвать Euascomycetes, отличаются от Protascales тем, что зигота у них не превращается прямо в сумку, а дает выросты, называемые аскогенными гифами, и уже на их концах формируются сумки. В связи с этим слияние ядер копулирующих клеток

[1] У некоторых дрожжей и близких к ним грибов описано своеобразное извращение смены ядерных фаз в цикле развития. Например, у Saccharomycodes Ludwigii в сумке формируются четыре аскоспоры, которые при прорастании попарно копулируют и размножаются дальше почкованием уже в диплоидном состоянии. При этих условиях понятно, что сумка здесь образуется без копуляции, прямо из вегетативной диплоидной клетки. По новейшим данным такое извращение смены ядерных фаз (вся жизнь—в диплоидном состоянии и только аскоспоры гаплоидны) встречается и у многих других дрожжевых грибов. При этом в ряде случаев отмечается, что преобладание диплоидной или гаплоидной фазы может вызываться условиями культуры (Manuel, Renaud, 1937).

запаздывает и происходит только в развивающейся сумке. Подобное запоздание кариогамии не является редкостью и среди низших грибов, где иногда половые ядра не сливаются в зиготе (покоящейся споре) до самого момента ее прорастания. Аналогичное явление наблюдается и у некоторых Protascales, например у Nadsonia. У этого дрожжевого грибка имеется анизогамная копуляция, и содержимое меньшей клетки переходит в бо́льшую (рис. 35, *3*). Однако эта последняя не превращается прямо в сумку, а дает вырост, куда переходят оба ядра. Только здесь они сливаются, а вырост затем развивается в сумку. Однако все эти явления у Euascomycetes пошли значительно дальше: здесь половые ядра не только не сливаются тотчас же после слияния клеток, но, сближенные попарно в дикарион, размножаются.

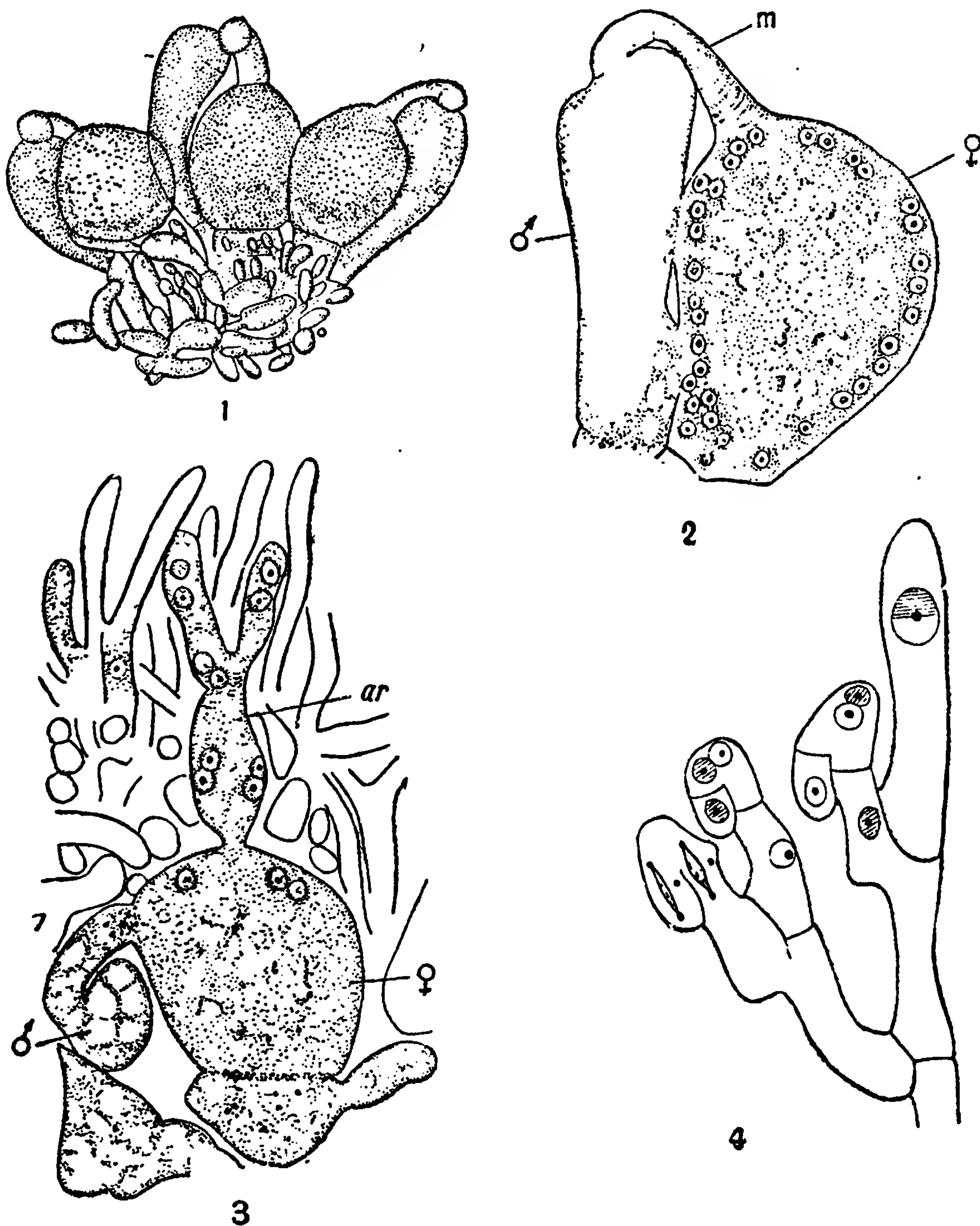


Рис. 36. Половой процесс у Pyronema confluens. *1* — группа половых органов в начале развития плодового тела; *2* — момент оплодотворения; содержимое антеридия ♂ перешло через трихогину в аскогон ♀, где замечаются пары ♂ и ♀ ядер; *3* — развитие аскогенных гиф; *4* — схема образования крючков и асков на концах аскогенных гиф. Ядра заштрихованные и бесцветные — соответственно мужские и женские.

Более ясное представление даст здесь рассмотрение реального примера, каким можно взять Pyronema confluens, образцово изученную в этом отношении Claussen'ом (1912). Женский половой орган, называемый здесь архикарпом, состоит из двух клеток: нижней, вздутой,—аскогона—и верхней, цилиндрической,—трихогины. Обе они, как и вообще клетки у Pyronema, многоядерны. Рядом с архикарпом развивается мужской орган — антеридий в виде довольно массивной цилиндрической клетки, также многоядерной. Такие половые органы залагаются обыкновенно сближенными группами из нескольких пар, образуя так называемую розетку (рис. 36, *1*). В известный момент кончик антеридия плотно срастается с концом трихогины, разделяющая их перегородка растворяется, и антеридиальное содержимое вместе с несколькими десятками своих ядер переливается в трихогину собственное содержимое которой к этому времени дегенерирует. Затем в поперечной перегородке в основании трихогины появляется на короткое время отверстие, и через него антеридиальные ядра переходят в аскогон. Там они сближаются попарно с соответствующими женскими ядрами, но вопреки более ранним указаниям Harper'а (1900) и др. не сливаются с ними (рис. 36, *2*). Затем из аскогона вырастает от 10 до 20 мешковидных выростов, которые начинают вытягиваться и ветвиться, образуя аскогенные гифы. В них переходят попарно сближенные ядра (дикарионы) и размножаются здесь, делясь каждая пара одновременно и с параллельным расположением осей деления (конъюгированное деление), так что получаются новые пары, опять составленные из потомка мужского и женского ядер (рис. 36, *3*). Аскогенные гифы делятся затем поперечными перегородками на клетки, из которых нижние (ближайшие к аскогону) содержат по несколько пар ядер, а верхние — по одной паре. Наконец, на концах аскогенных гиф начинают развиваться

сумки. При этом конечная клетка характерным образом загибается в крючок, и оба ядра дикариона одновременно делятся, так что получаются две пары их. Одна из них лежит на месте перегиба крючка, а из другой одно ядро попадает в кончик, а другое в основание его. Вскоре появляются две перегородки, отграничивающие среднюю двуядерную клетку, которая является материнской клеткой сумки (рис. 36, *4* и 37, *1*). Два ядра ее дикариона (соответственно мужское и женское) сливаются, и получившееся диплоидное копуляционное ядро делится редукционным способом, восстанавливая гаплоидное число хромозом (у данного вида их 12). За первым делением следует второе и третье, и около восьми образовавшихся ядер в разросшейся к тому времени сумке формируется восемь аскоспор (рис. 37). Их развитие происходит чрезвычайно характерным для всех аскомицетов путем свободного образования, в подробностях изученного Harper'ом (1897 и след.) и др. После третьего митоза центрозомы, расположенные на противоположных сторонах вновь образовавшихся ядер, отодвигаются от них, причем ядра оттягиваются в носик. Затем лучистые фигуры, расходящиеся от каждой центрозомы, начинают загибаться в сторону ядра, принимая вид как бы колокола. Нарастая своим свободным краем, он смыкается, в конце концов, на противоположном полюсе. Таким образом, из общей протоплазмы сумки вырезается восемь участков, около восьми ядер. На границе их выделяется твердая оболочка, и они превращаются в аскоспоры (рис. 37).

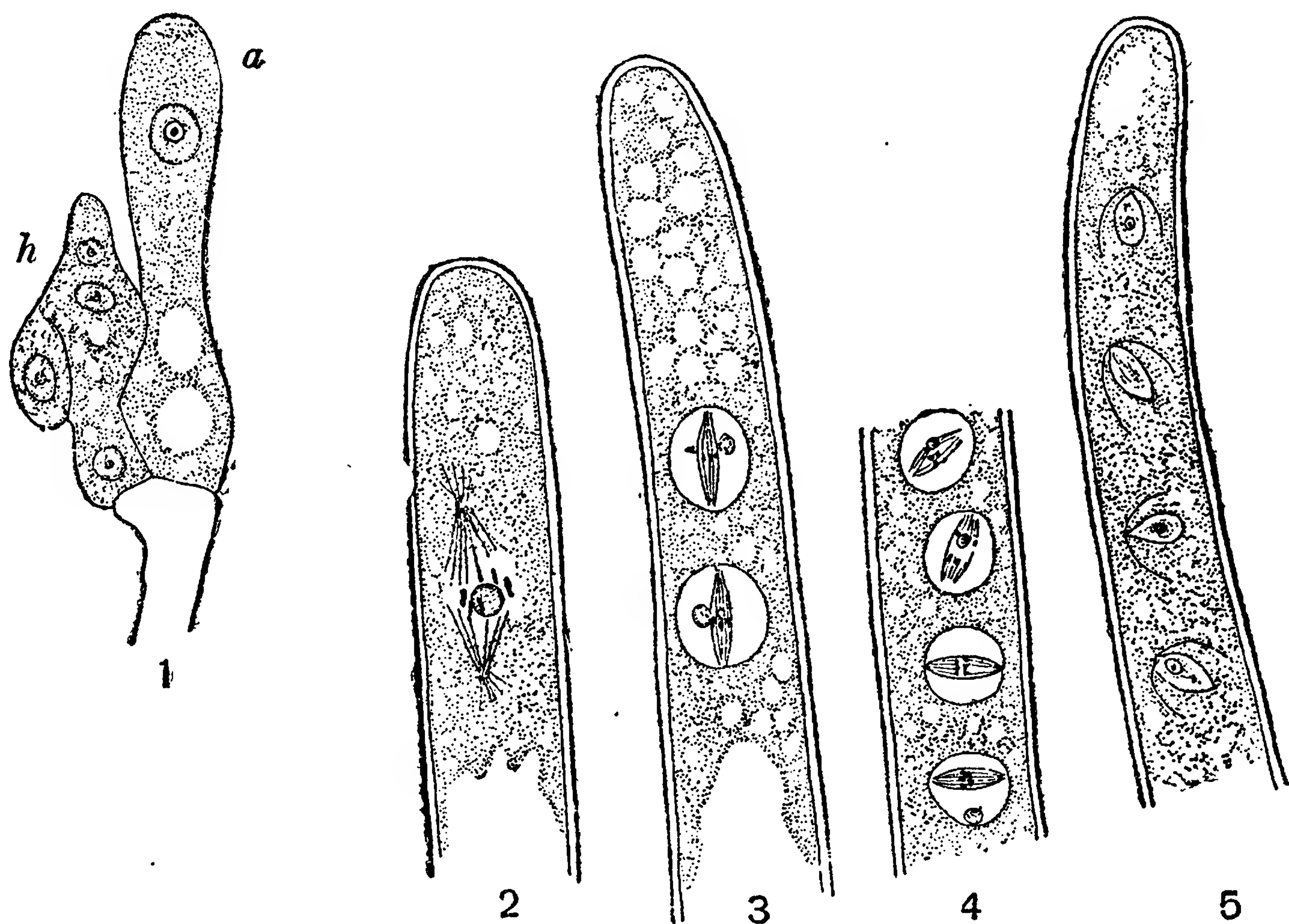


Рис. 37. Pyronema: *1* — *h* — крючок и двуядерный молодой аск, *a* — аск с одним копуляционным ядром; *2*, *3* и *4* — первое, второе и третье деление ядер; *5* — формирование аскоспор.

Что касается оставшихся одноядерными конечной и основной клеток крючка, то они затем обыкновенно сливаются друг с другом, а получившаяся таким путем новая двуядерная клетка или прямо вырастает в новый крючок, или дает более длинную ветвь, также на конце крючковидно загибающуюся. В результате этого процесса увеличивается число сумок на аскогенных гифах.

Наиболее характерная особенность описанного у Pyronema процесса развития заключается в том, что два существенных момента оплодотворения — слияние протоплазмы клеток (плазмогамия) и слияние ядер (кариогамия), весьма сближенные у других организмов, в том числе и у большинства низших грибов, здесь весьма раздвинуты, и между ними вставлено длительное развитие аскогенных гиф, в течение которого ядра размножаются в состоянии дикариона, соответствующего каждый по существу одному диплоидному ядру (общее число хромозом в дикарионе, сложенном из двух гаплоидных ядер, конечно, диплоидное). Таким образом, этот участок цикла развития от плазмогамии до кариогамии гомологичен диплоидной фазе и по характерной особенности своего ядерного аппарата называется часто дикариофитом (также синкариофитом). Ему противополагается гаплоидная фаза, начинающаяся с аскоспор и через весь вегетативный мицелий доходящая до начального этапа оплодотворения, или плазмогамии.

Указанные черты являются общими для всех Euascomycetes. Особенность

Pyronema, свойственная, впрочем, и большинству других аскомицетов, заключается в том, что здесь благодаря многоядерности половых органов происходит образование сразу многих дикарионов, т. е. имеется множественное оплодотворение, аналогичное, например, тому, что мы видели у Mucoraceae. Затем как для Pyronema, так и для других Euascomycetes характерно, что одновременно с описанным процессом полового воспроизведения около или вокруг половых органов и развивающихся аскогенных гиф разрастаются ветви вегетативного мицелия, которые, переплетаясь в плектенхиму, слагаются в тело, имеющее определенную для каждой группы форму и называемое **сумчатым плодовым телом**, или **аскокарпом**. В соответствии с указанным развитием оно представляется образованием двойственной морфологической природы. Главная масса его состоит из плектенхимы, образованной из мицелия,

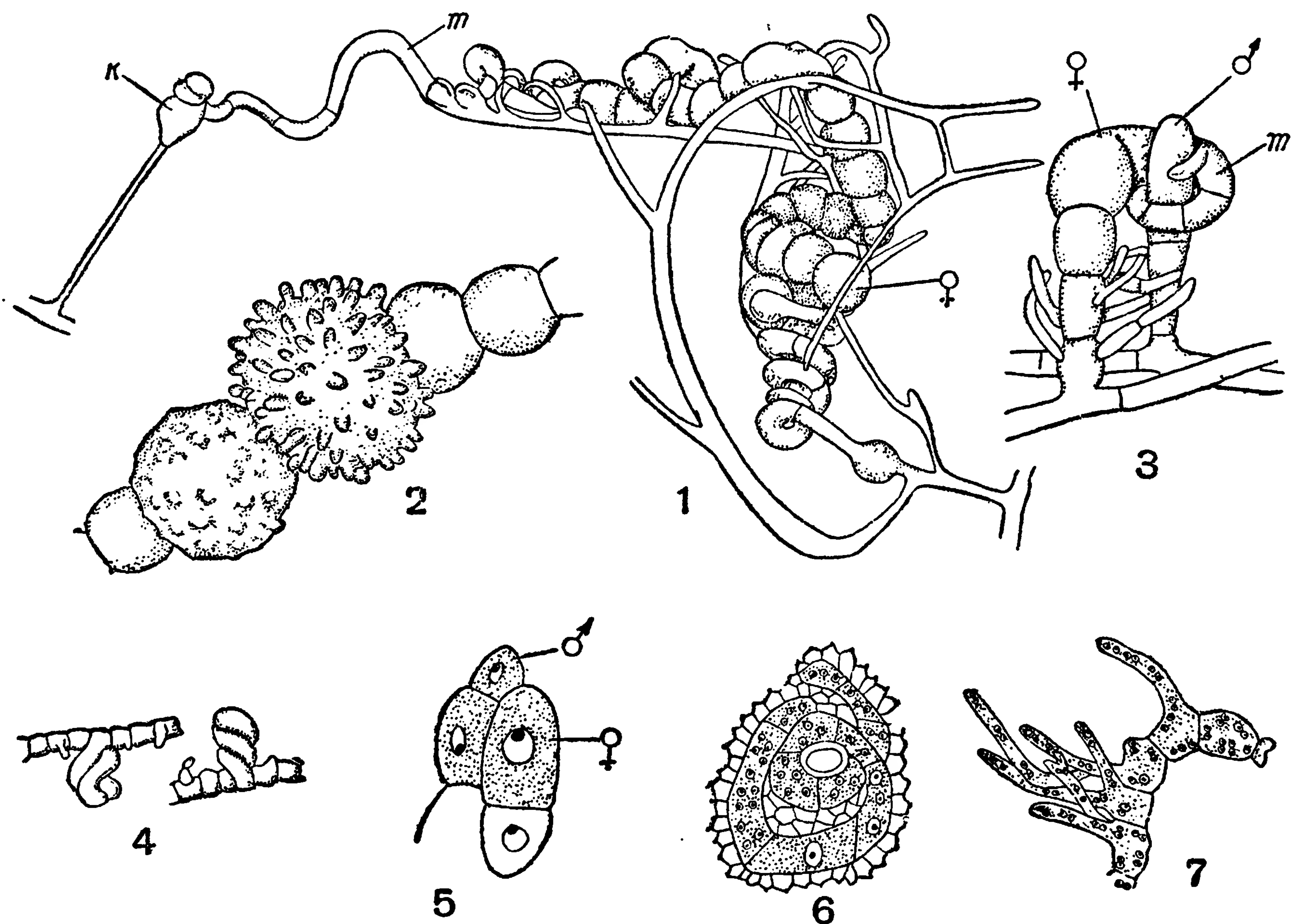


Рис. 38. Половые органы аскомицетов: *1* и *2* — Ascobolus carbonarius; *2* — начало развития аскогенных гиф из двух клеток аскогона; *3* — Ascobolus magnificus; *4* — Penicillium; *5* — Sphaerotheca; *6* — Polystigma; *7* — Rhizina undulata, развитие аскогенных гиф из ряда клеток архикарпа; *т* — трихогина, *к* — конидия; ♀ — архикарп, ♂ — антеридий.

т. е. принадлежит к гаплоидной генерации, а внутри его проходят аскогенные гифы, представляющие, как было выяснено, диплоидную генерацию.

У многих аскомицетов строение половых органов и половое воспроизведение сходны во всех существенных чертах с Pyronema (Ascodesmis nigricans, Cubonia brachyasca, Ascobolus vinosus), у других же имеются известные отличия, причем даже близкие формы оказываются иногда далеко не сходными друг с другом в этом отношении. Например, у Ascobolus magnificus женский орган, или архикарп, представляет многоклетную ветвь. Ее конечный участок из десяти и более сравнительно узких клеток представляет трихогину, а нижележащая широкая многоядерная клетка функционирует как аскогон, т. е. из нее после оплодотворения развиваются аскогенные гифы (рис. 38, *3*). То же имеется у Ascobolus carbonarius, но только у него в качестве мужского органа функционирует особая конидия (рис. 38, *1*, *2*). Она не спадает с конидиеносца, и к ней прикладывается кончик многоклетной трихогины (такое развитие антеридия в виде конидии является здесь, вероятно, вторичным явлением). У простейших форм, как некоторые Plectascales (Gymnoascus, Penicillium) или некоторых Pyrenomycetes (Gnomonia, Chaetomium) мужские и женские органы только слегка отличаются по своей величине, представляя спирально закрученные короткие ветви, большею частью многоклетные в зрелом состоянии

(рис. 38, *4*). У некоторых других Pyrenomycetes, как, например, у Venturia, женский орган состоит из спирали аскогона и прямой многоклетной трихогины, которая прикладывается к конечной клетке прямой мужской ветви (антеридию) (рис. 187).

В приведенных примерах клетки половых органов многоядерны. При оплодотворении (цитогамии или плазмогамии) антеридий переливает свое содержимое в конечную клетку трихогины, оттуда оно через частичное растворение поперечных перегородок достигает аскогона, и там многочисленные мужские ядра попарно ассоциируются с такими же женскими ядрами. Таким образом, и здесь, как и у Pyronema, происходит множественное оплодотворение (точнее, множественное образование дикарионов). В некоторых других случаях половые клетки одноядерны, как, например, у Magnusia nitida или у всех Erysiphaceae. Последние отличаются еще тем, что у них архикарп не имеет трихогины, так что аскогон непосредственно прикладывается к антеридию (рис. 38, *5*). В случаях одноядерности половых клеток, конечно, образуется при оплодотворении только один дикарион, который в дальнейшем размножается.

У многих сумчатых грибов оплодотворения (цитогамии) не происходит; при этом или антеридий все-таки развивается (Lachnea stercorea), или чаще его совсем не образуется. Тем не менее аскогенные гифы берут начало из аскогона, в котором замечаются парно ассоциированные ядра. Они могут получаться различным путем: в результате перехода ядер из соседних клеток архикарпа, или вегетативных гиф, или соответственной перегруппировкой внутри одной многоядерной клетки аскогона. Первое наблюдается, например, у Polystigma rubrum, где в одноядерную клетку аскогона через отверстие в перегородке переходит одно ядро нижележащей многоядерной клетки (эта клетка называется также антеридиальной, но очевидно, что оплодотворяющая функция у нее вторичная) (рис. 38, *6*). У Rhizina undulata, где аскогенные гифы развиваются из нескольких друг над другом лежащих клеток аскогона, в них переходят ядра как из верхних, так и из нижних клеток (рис. 38, *7*). Такой же переход имеет место, например, у Ascobolus citrinus, Ascobolus furfuraceus и, вероятно, у многих других. Парная ассоциация ядер в пределах одной многоядерной клетки аскогона имеется, например, у Humaria granulata, Humaria anceps, Lasiobolus pulherrimus, Thecoteus Pelletierii — и, вероятно, у многих других. Наконец, известны случаи, когда и женский орган не развивается или во всяком случае не функционирует. Так, у Ophiobolus graminis хотя на молодых стадиях и закладывается архикарп с трихогиной, но в дальнейшем он отмирает. На его месте вырастают недифференцированные специально одноядерные клетки, которые попарно сливаются, давая двуядерные, и из них вырастают аскогенные гифы. У Humaria rutilans, многих Helvellaceae и некоторых других архикарп, повидимому, совсем не закладывается, а на известной стадии происходит переход клеточных ядер из одной вегетативной клетки в другую. Получающиеся в результате этого чисто апогамического процесса двуядерные клетки развивают далее аскогенные гифы[1].

Существенно отличаются от других аскомицетов в разбираемых здесь отношениях Exoascales и Laboulbeniales. У некоторых Exoascales (единственный род Taphrina) аскоспоры, выпав из сумок, попарно копулируют друг с другом и дают сразу диплоидный (синкариофитный) мицелий. На нем затем разви-

[1] Термин «апогамия» употребляется здесь (как и дальше в книге) в широком первоначальном смысле для обозначения процесса, заменяющего настоящее утраченное оплодотворение, причем, однако, сохраняется смена морфологических генераций, или ядерных фаз. Такому пониманию соответствует почти целиком термин Винклера (1908) «псевдомиксис» или термин Гартмана (1909) «автомиксис», термин же «апогамия» употребляется ими в более узком смысле как часть понятия апомиксис, т. е. такого размножения, когда не происходит никаких клеточных или ядерных слияний. При этом апогамия трактуется как такой случай апомиксиса, когда из вегетативной клетки гаметофита вырастает спорофит, т. е. имеется смена морфологических генераций. Это более узкое толкование апогамии, нередко принимаемое в новейшей, особенно немецкой, литературе, может войти как часть в принятое здесь более широкое понимание.

ваются сумки, где происходит кариогамия. Таким образом, в противоположность другим сумчатым грибам здесь преобладает диплоидная фаза, а гаплоидная представлена только аскоспорами (нередко предварительно они размножаются почкованием в гаплоидном состоянии). Аналогичное извращение соотношений ядерных фаз в цикле развития наблюдается также у некоторых дрожжевых грибов, например у Saccharomycodes Ludwigii (см. стр. 39).

Главной особенностью Laboulbeniales является мужской половой аппарат, представленный здесь не антеридием, прикладывающимся к женскому органу, а самостоятельными клетками — спермациями, которые иногда развиваются даже на других экземплярах (раздельнополость) и переносятся на трихогину женского полового органа; здесь они, вероятно, переливают в нее свое содержимое, переходящее затем дальше вниз до аскогона. Возможно, что мужская половая функция спермациев, по общему строению и развитию сходных с конидиями, является здесь вторичной; подобно тому как это намечается у Ascobolus carbonarius.

Из приведенных примеров видно, что при всем разнообразии в подробностях полового воспроизведения у Euascomycetes в основном оно состоит в следующем. В наиболее типичных случаях имеется оплодотворение специального женского органа—архикарпа—мужским—антеридием. За этим первым этапом оплодотворения (цитогамией, или плазмогамией) не следует непосредственно слияние половых ядер (кариогамии), а из аскогона развиваются сначала аскогенные гифы, куда переходят сближенные половые ядра (дикарион); они размножаются еще в них и, наконец, сливаются в развивающейся сумке, что представляет заключительный момент полового процесса (кариогамия). В ряде случаев эта первоначальная картина видоизменяется главным образом в том направлении, что типичного оплодотворения женского органа мужским не происходит. При этом иногда мужской орган совсем не развивается, а иногда отсутствует и женский. Однако всегда в известный момент развития появляются дикарионы, происходит развитие аскогенных гиф и, наконец, кариогамия в развивающихся сумках.

Способ и место апогамного появления первых дикарионов у разных представителей не одинаковы. Иногда переходит в клетку аскогона ядро другой, рядом с ней лежащей и принадлежащей к той же ветви архикарпа, иногда просто в пределах многоядерного аскогона происходит перегруппировка его ядер в дикарионы. В том и другом случае центром образования аскогенных гиф является все-таки аскогон. Но иногда и он не функционирует в указанном направлении и даже совсем отсутствует. Тогда дикарионы возникают в результате соединения ядер двух вегетативных клеток, и из них вырастают аскогенные гифы. Все эти явления представляют различные способы замены исчезающего нормального оплодотворения, причем основной момент полового акта — смена ядерных фаз — обязательно сохраняется. Их можно назвать явлениями апогамии, которая, таким образом, оказывается широко распространенной у аскомицетов и, очевидно, возникает самостоятельно в отдельных филогенетических рядах их, чем и объясняется разнообразие наблюдаемых здесь апогамических процессов и несходство в этом отношении даже между близкими формами.

Изложенное толкование полового воспроизведения у аскомицетов сейчас наиболее принято. В основании его лежит исследование Claussen'а о Pyronema (1912). Однако существуют на этот предмет и другие взгляды. По представлению Harper'а, занимавшегося этими вопросами еще в конце XIX в., за слиянием половых клеток сейчас же следует и слияние их ядер, так что в аскогенных гифах содержатся уже диплоидные ядра. При их слиянии в сумке должно получиться тетраплоидное ядро (с четверным количеством хромозом). Возвращение к гаплоидным ядрам, содержащимся в аскоспорах, может произойти здесь в результате двойной редукции: при первом делении число хромозом уменьшается до диплоидного числа, а вероятно при третьем — до гаплоидного (это последнее деление получило даже специально название брахимейозис — укороченная редукция). Такие взгляды, кроме Harper'а до самого последнего времени защищаются особенно Gwynne-Vaughan (последняя работа 1937 г.). Однако они не могут считаться доказательными. Не говоря уже об общей довольно малой вероятности такого рода смены ядерных фаз (гаплоидная — диплоидная — тетраплоидная), совершенно неизвестной для других организмов, и сама цитологическая база, подводимая сюда в виде брахимейозиса, оказалась более чем сомнительной: подсчеты числа хромозом, произведенные во многих случаях разными авто-

рами, показали, что уже при первом делении дочерние ядра получают гаплоидное число хромозом. Правда, Gwynne-Vaughan толкует это таким образом, что здесь редукция выражается не уменьшением числа хромозом, а изменением их валентности (из тетравалентных получаются дивалентные, а из них—моновалентные). Однако такое толкование совершенно произвольно.

Иные взгляды защищают Dangeard и некоторые его ученики. Dangeard первый установил кариогамию в сумке (1894) и истолковал это явление как настоящий половой акт (так называемое Данжаровское слияние). Соответственно с этим он отрицает какое бы то ни было слияние в начале развития плодового тела как в смысле цитогамии, так и кариогамии (так называемое Гарперовское слияние). По его мнению, развитие аскогенных гиф идет из одного только аскогона без всякого участия антеридия, у которого он вообще отрицает значение полового органа. Однако при этом игнорируются факты несомненно установленных в некоторых случаях слияния антеридия с ахикарпом. С другой стороны, серьезным аргументом против представлений Данжара является установленная в последнее время раздельнополость гаплоидных мицелиев у некоторых аскомицетов и успешные опыты гибридизации (см. стр. 58). Правда, и против этого выдвигается контрвозражение такого рода, что здесь имеется не настоящая раздельнополость, а только гормональное действие одного мицелия на другой (см. стр. 55). Если это в некоторых случаях так, то, конечно, получение гибридного потомства с анализом передачи признаков того и другого родителя, как это сделано в некоторых случаях, не может быть объяснено только действием гормонов одного мицелия на другой.

БАЗИДИОМИЦЕТЫ

Базидиомицеты зашли значительно дальше по пути утраты полового акта. Настоящие половые органы здесь совсем неизвестны, и оплодотворение заменяется апогамическим соединением клеточных ядер в дикарион или в результате соединения двух гаплоидных вегетативных клеток, или даже иногда в пределах одной, просто в результате деления ее ядра. В том и в другом случае первые клетки, содержащие дикарион, разрастаются затем в целый дикариофитный мицелий, гомологичный аскогенным гифам аскомицетов, но отличающийся тем, что он имеет самостоятельное существование и обычно преобладает в цикле развития базидиального гриба (рис. 5). Базидии закладываются или непосредственно на таком мицелии, или на особых плодовых телах, образованных им[1]. При развитии базидий происходит кариогамия дикариона, и получившееся диплоидное ядро делится редукционным образом большей частью на четыре, давая гаплоидные ядра для четырех базидиоспор, экзогенно образующихся на базидии (рис. 39, *1*). Из базидиоспор вырастает гаплоидный, или первичный, мицелий, сложенный из одноядерных или иногда вторично многоядер-

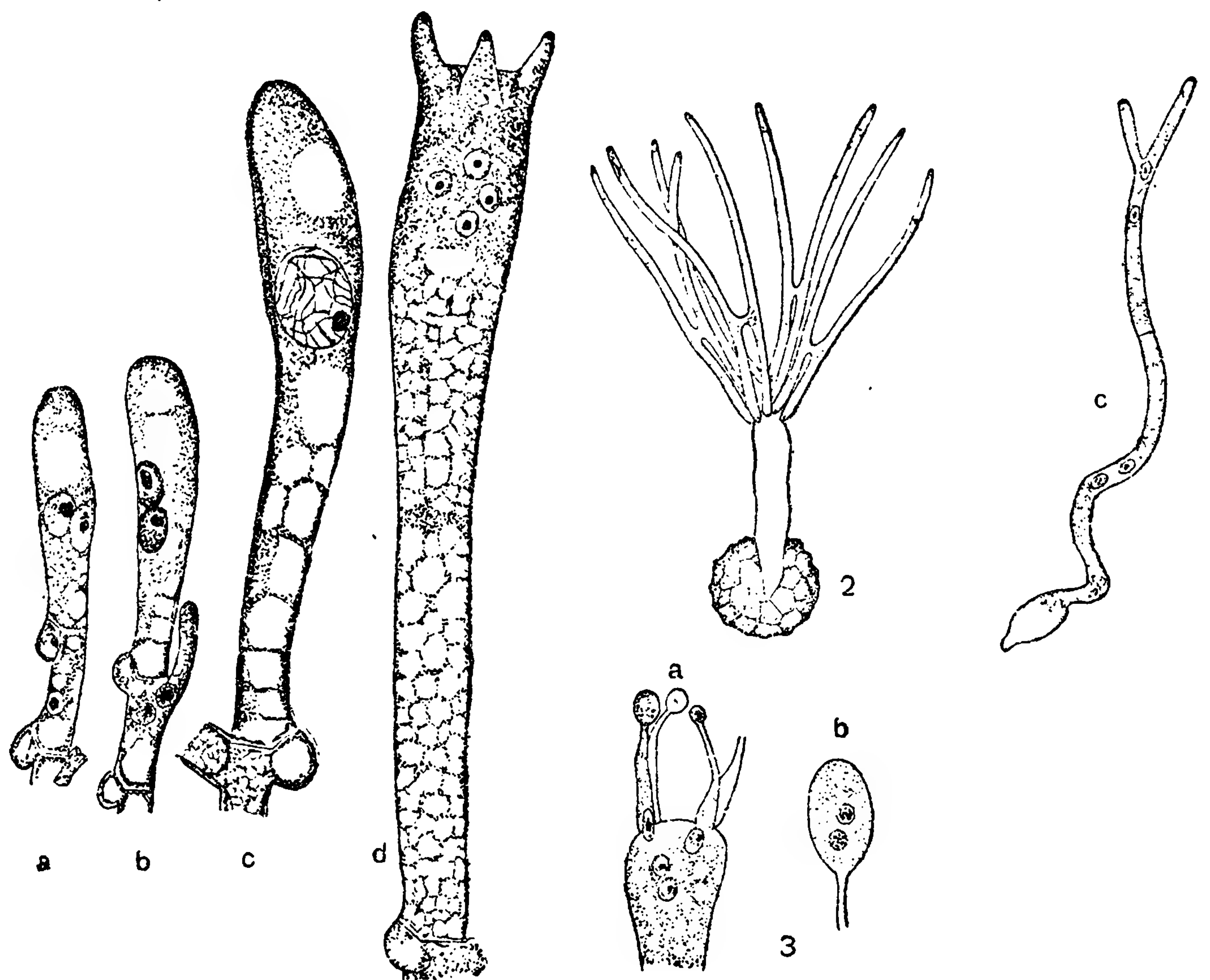


Рис. 39. Половой процесс (апогамия) базидиомицетов: *1* — развитие базидии гименомицета, *a*—*d* — последовательные стадии; *2* — Tilletia — базидия с парной копуляцией базидиоспор; *3* — Hypochnus: *a* — развитие базидий, *b* — вторично двуядерная базидиоспора, *c* — ее прорастание двуядерным мицелием.

[1] Базидиальное плодовое тело, сложенное нацело из диплоидного мицелия, отличается от сумчатого, которое, как мы видели выше, представляет образование двойственной морфологической природы, отчасти гаплоидной, отчасти диплоидной (см. стр. 42).

ных клеток, но без парной ассоциации ядер. На нем указанным выше образом опять образуется диплоидный, или вторичный, мицелий. В частности, у головневых грибов (Ustilaginales) первичная двуядерность осуществляется часто слиянием двух базидиоспор, иногда даже еще сидящих на базидии (Tilletia, рис. 39, *2*). Из них затем вырастает дикариофитный мицелий, заканчивающий свое развитие образованием хламидоспор, из которых затем прямо вырастают базидии. Таким образом, здесь гаплоидная фаза до крайности сокращена, будучи представлена только базидиоспорами, вся же жизнь гриба проходит в диплоидном состоянии. У некоторых других головневых базидиоспоры могут несколько разрастаться, размножаться почкованием и даже давать небольшой гаплоидный мицелий, но это состояние большею частью непродолжительно и скоро заменяется диплоидным. У ржавчинных грибов (Uredinales) гаплоидная фаза представлена в большинстве случаев первичным одноядерным мицелием, на котором образуются сначала особые спороношения — спермогонии. Затем в залагающихся на нем следующих спороношениях — э ц и д и я х — появляются первые двуядерные клетки в результате попарного слияния двух соседних. С них начинается диплоидная фаза, все клетки которой, как правило, двуядерны. Она здесь обильно размножается бесполым путем. На ней образуются сначала эцидиоспоры; из них вырастает дикариофитный мицелий, развивающий уредоспоры; последние в свою очередь могут дать новый мицелий с уредоспорами и т. д. Наконец, на таком диплоидном мицелии развиваются телейтоспоры, в которых происходит слияние дикариона в диплоидное ядро. Из телейтоспор прямо вырастают базидии, причем диплоидное ядро делится редукционным способом и этим восстанавливается гаплоидная фаза.

У высших базидиальных грибов наблюдается в общем такая же смена фаз. Из базидиоспоры вырастает первичный гаплоидный мицелий, который может иногда размножаться бесполыми конидиями, но в большинстве случаев имеет непродолжительное существование. Из него вырастает диплоидный мицелий, берущий свое начало из первичных двуядерных клеток, получающихся большею частью в результате анастомозов между ветвями двух разных мицелиев (гетероталлизм, см. стр. 48 и след.), реже—одного. Обыкновенно он имеет более мощное развитие и часто оказывается даже многолетним. На образованных им плодовых телах развиваются базидии с базидиоспорами. В некоторых случаях гаплоидное состояние у таких базидиомицетов крайне укорочено. Например, у Hypochnus terrestris базидиоспора, еще сидя на базидии, делит свое ядро на два и при прорастании сразу дает двуядерный диплоидный мицелий (рис. 39, *3*). Таким образом, фактически здесь гаплоидное состояние почти совершенно выпадает из цикла развития.

Результат полового воспроизведения у грибов.

Конечным результатом полового воспроизведения у всех почти грибов является образование спор, служащих для размножения. У низших грибов это будут споры зародышевого спорангия, а у высших — аскоспоры и базидиоспоры. От чисто бесполых спор, как обычные спорангиоспоры и конидии, они существенным образом отличаются тем, что их образованию предшествует редукционное деление диплоидного ядра. При этом между вновь возникшими гаплоидными ядрами происходит распределение наследственных ~~зачатков~~ (г е н о в) и возникают новые комбинации их. Таким образом, получаются зародышевые клетки (споры) неоднородного в генетическом отношении характера, что и является по существу основным смыслом всякого полового процесса. Это можно констатировать по отношению к разным свойствам и всего лучше к распределению полов, так как здесь имеется наибольшее количество данных. У раздельнополых форм разделение полов происходит именно в сумках, базидиях, или зародышевых спорангиях, тогда как все споры так называемого обычного бесполого спорангия, или конидиеносца, оказываются в этом [illegible] совершенно однородными (подробнее см. гл. VI).

Кроме этих чрезвычайно существенных генетических особенностей, споры, происшедшие половым путем, отличаются от обычных бесполых и способом своего развития. Споры зародышевого спорангия закладываются, насколько это известно, одноядерными, тогда как бесполые спорангиоспоры оказываются обычно с самого начала многоядерными. Далее, сумки и аскоспоры, которые раньше по учению Брефельда ставились в параллель с спорангиями низших грибов, отличаются от них всем ходом своего развития: во-первых, кариогамией и редукционным делением в сумке, во-вторых, тем, что аскоспоры в ней образуются путем свободного образования, тогда как спорангиоспоры—путем раскалывания всей протоплазмы спорангия на отдельные участки, в-третьих, наконец, тем, что аскоспора залагается одноядерной (за очень редкими исключениями, как Neurospora tetrasperma, рис. 40), хотя в дальнейшем вторично нередко делается многоядерной и даже многоклетной, тогда как спорангиоспоры, как правило, первично многоядерны. Также и базидия, которая, по учению Брефельда, сравнивалась с конидиеносцем, отличается от него такими же особенностями. Здесь также характерны кариогамия, редукционное деление и первичная одноядерность базидиоспор — черты, которые совершенно отсутствуют у конидиеносца при всем иногда наблюдаемом внешнем сходстве его с базидией.

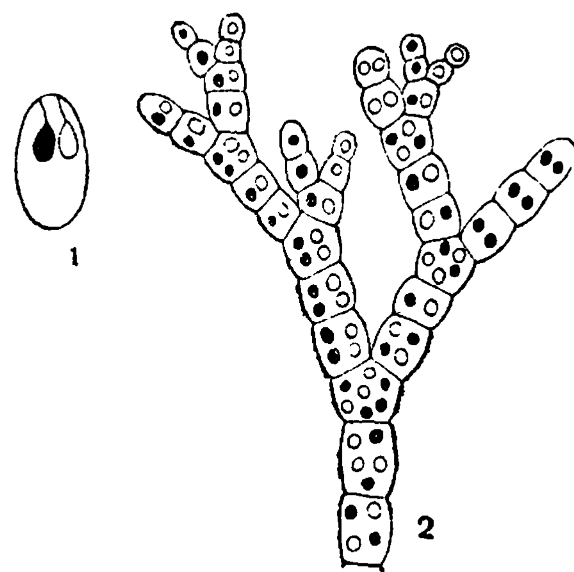


Рис. 40. Схема гетерокариотического строения Neurospora tetrasperma: *1* — аскоспора с дикарионом, ядра разных половых знаков даны светлым и черным; *2* — гетерокариотический мицелий, клетки с одним или несколькими дикарионами; кое-где на конце дикарионы разъединяются и получаются одноядерные клетки.

Таким образом, все различные споры, служащие для размножения грибов, мы должны разделить на две категории: споры, возникшие половым путем, и бесполые споры. Размножение при посредстве первых дает неоднородный генетически материал, который должен быть положен в основу дальнейшей эволюции форм, а размножение при посредстве вторых сохраняет только данную форму. Первый способ равнозначен в указанном смысле размножению цветковых растений при помощи семян, полученных половым путем, а второй—вегетативному размножению, например картофеля—его клубнями и т. п. Для генетики имеет основное значение, конечно, первый способ.

ЛИТЕРАТУРА

Arens, 1929. Untersuchungen u. die Keimung und Cytologie der Oosporen von Plasmopara viticola. Jahrb f. w. Bot , B. 70.

Baur, 1904. Untersuchungen uber Entwicklungsgeschichte der Flechtenapothecien. Bot. Ztg., Bd. 62.

Claussen P., 1912. Pyronema confluens. Zeitschr. f. Bot , B. 4.

Guilliermond, 1931. Sur la conjugation d'ascospores chez les levures... C. r. Acad. Sci. Paris, v. 192.

Gwynne-Vaughan, 1) 1930. Humaria granulata. Ann. of Bot., v 44. 2) — 1931—33... Pyronema confluens. Ann. of Bot. 45, 46, 47. 3) — 1937... Lachnea melaloma. Ann. of Bot, 51.

Kniep H., 1928 Die Sexualitat der niederen Pflanzen. 1929. Allomyces javanicus, ein anisogamer Phycomycet mit Planogameten. Ber. d. deutsch bot. G., B. 47.

Kusano S., 1912. On the life-hystory and Cytology of a new Olpidium. Journ. Coll. Agr., Tokyo.

Link, 1929 Reproduct. in Thallophyts with special Reference to Fungi Bot. Gzt , v. 88.

Mackel, 1928. Zur Cytologie einiger Saprolegniaceen. Jahrb. f. w. Bot., B. 69.

Manuel, 1937. Sur la sexualité des principales espèces des genres Saccharomyces, Hansenula et Pichia Comptes rendus de l' Acad. Sci., Paris, v.204, N 26.

Moreau m-me, 1930. Le développement du perihèce chez quelques Ascomycètes. Rev. gen. Bot., v 42.

Renaud, 1937. Sur un Saccharomyces présentant dans la sexualité des curieuses anomalies. C. r. Acad. Sci. Paris, v. 204.

Scherfel, 1925—26. Z. Sexualitat d. Chytridiaceen T. I, II, III. Arch. Protistenk , B 53, 54

Wingle, 1934. Ascodesmis nigricans Amer. Journ. Bot., v. 21.

Глава V

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛОВ. НАСЛЕДОВАНИЕ ПОЛА И ДРУГИХ СВОЙСТВ

Гетероталлизм. Явление раздельнополости у грибов впервые установлено Блексли в работах 1904 и 1906 гг.

Оказалось, что у большинства видов изучавшихся им мукоровых на мицелии, выращенном из одной споры, не образуется зигот. Они развиваются лишь при встрече двух мицелиев, притом не всяких, а только некоторых, хотя и одинаковых по внешности, но отличающихся друг от друга в половом отношении. На месте соприкосновения их на том и на другом залагаются органы оплодотворения, и в результате их слияния образуются зиготы (рис. 41, *1*). Так как самое оплодотворение у мукоровых грибов обыкновенно имеет строго изогамный характер, то здесь не приходится говорить о мужском и женском мицелиях; поэтому Блексли обозначил их условно знаками: одни (+), а другие (—), так же, как и производящие их споры, а самое явление такой раздельнополости назвал г е т е р о т а л л и з м о м. В дальнейшем раздельнополость была установлена и у некоторых таких мукоровых, где, как у Absidia и др., имеются довольно ясные различия в величине и строении копулирующих органов (рис. 34, *2*). При этом при встрече соответственных двух мицелиев на одном из них всегда образуются бóльшие (женские), а на другом меньшие (мужские) органы. В этом случае неопределенные обозначения мицелиев (+) и (—) могут быть заменены названиями женский и мужской, а обозначение гетероталлизм обычным — раздельнополость. Однако терминология Блексли столь укоренилась, что употребляется и сейчас почти постоянно для обозначения явлений распределения пола у низших растений (не только у грибов, но и у водорослей). Таким образом, г е т е р о т а л л и з м = раздельнополость, противоположное понятие г о м о т а л л и з м = обоеполость.

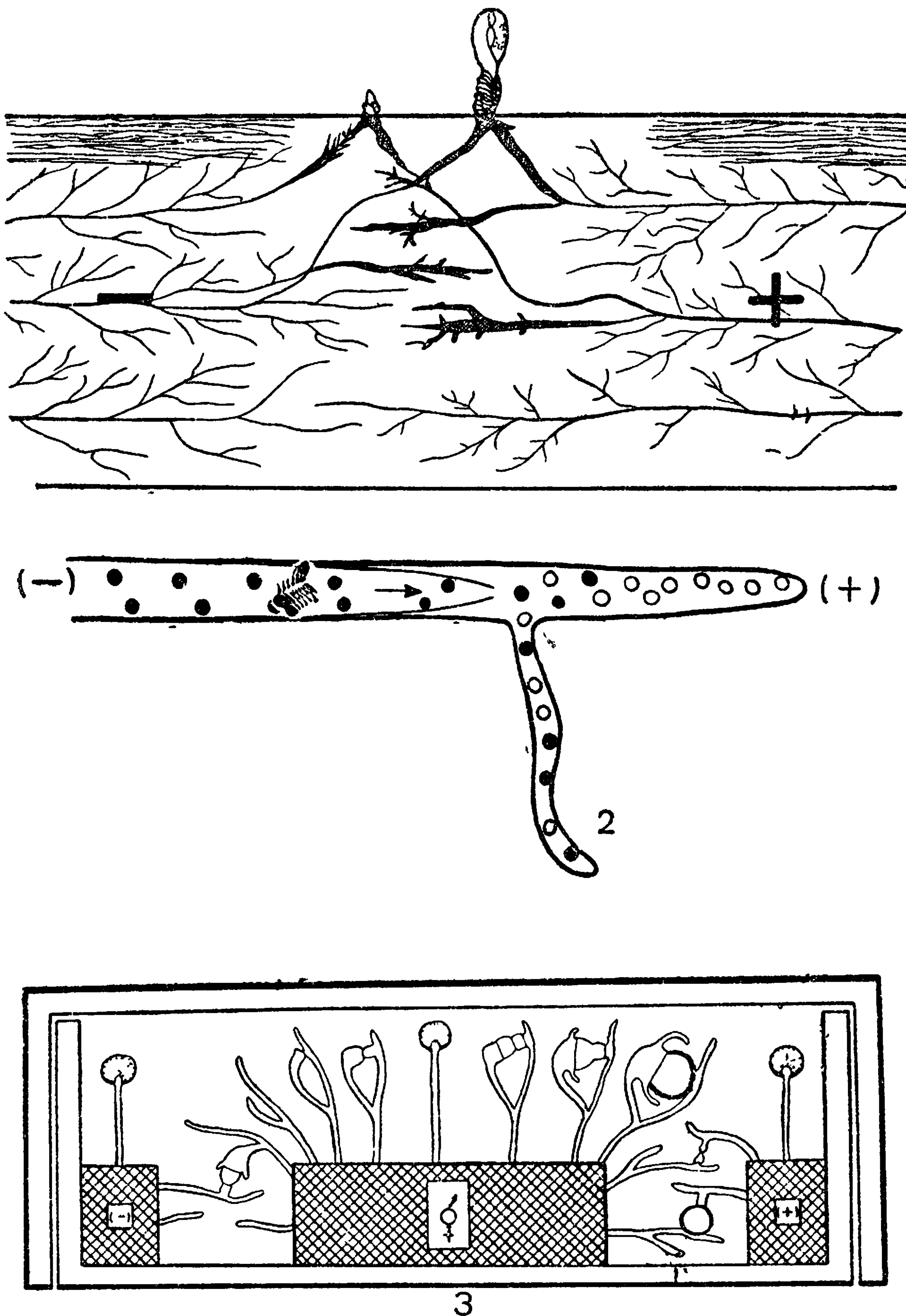


Рис. 41. *1* — Phycomyces образование половых органов на месте встречи (+) и (—) мицелиев; *2* — схема образований гетерокариотического мицелия в опыте Burgeff; *3* — схема копуляции гомоталличной Absidia (в середине) с гетероталличным (+) и (—) Mucor (справа и слева).

Гетероталлизм установлен среди всех основных групп грибов. Боль-

шинство оомицетов, повидимому, гомоталличны. Гетероталлизм среди них установлен только у немногих, например у нескольких видов Dictyuchus (D. sterilis) и некоторых Phytophthora, как Ph. Faberi и Ph. omnivora, причем у последней, наряду с гетероталличными, обнаружены также и гомоталличные особи. Наоборот, среди зигомицетов гетероталлизм, повидимому, преобладает. По крайней мере среди мукоровых, особенно подробно изученных в указанном отношении, около 60 видов оказалось гетероталличными и около 25 — гомоталличными.

Среди огромной группы сумчатых грибов гетероталлизм установлен до сих пор приблизительно у 25 видов, из коих половина приходится на представителей своеобразных Laboulbeniales. Из других групп сумчатых грибов гетероталличны: Taphrina epiphylla, Taphrina Klebhnü, Penicillium luteum, Ceratostomella coerulea, Neurospora sitophila, Ascobolus magnificus, Ascobolus carbonarius, Ascobolus stercorarius, Humaria granulata и некоторые другие. Нужно, однако, помнить, что аскомицеты только что начали изучать в этом отношении и, вероятно, в дальнейшем будет обнаружено немало еще гетероталличных форм среди них [1].

У базидиомицетов гетероталлизм особенно распространен. Среди головневых изучено в этом отношении больше пятнадцати видов, и все они оказались гетероталличными; весьма вероятно, что таковыми окажутся, если не все, то огромное большинство головневых.

У ржавчинных гетероталлизм установлен впервые только в 1927 г. (Craigie), но с тех пор изучено в этом отношении около 10 видов и 9 из них оказались гетероталличными. Также в самое последнее время обнаружен гетероталлизм у некоторых аврикуляриевых и дрожалковых (Auricularia Auricula Judae, некоторые Exidia).

Среди гименомицетов из изученных форм более пятидесяти оказались гетероталличными и только девять — гомоталличными. Вероятно, гетероталлизм здесь преобладает. Наконец, и у гастеромицетов, когда стали овладевать культурой и этих грибов, в последнее время также обнаружен гетероталлизм (у Sphaerobolus, Lorenz, 1933; Cyathus и Crucibulum, Fries, 1936).

Вообще можно сказать, что гетероталлизм для гаплоидной стадии, к которой, собственно, и относится это понятие, кажется более естественным и понятным, если считать, что определение половых свойств происходит генотипически при редукционном делении. В тех же случаях, где мы имеем явление гомоталлизма, или обоеполости, она может иметь своей основой или фенотипическое определение половой функции, не связанное с генами, локализирующимися в ядре (истинная обоеполость), или в основе ее может лежать так называемая гетерокариотичность мицелия, т. е. содержание в нем одновременно как (+), так и (—) ядер. Первый тип, повидимому, более распространен. Он устанавливается, например, у большинства гомоталличных мукоровых: Sporodinia, Zygorhynchus, некоторых видов Mucor, Absidia. Это доказывается, между прочим, явлениями регенерации половых органов (до их слияния), что можно вызвать легким повреждением их. При этом каждый из них регенирует в мицелий, и на нем снова образуются копулирующие друг с другом половые органы. Таким образом доказывается, что даже ядра половых органов до их слияния не имеют окончательно фиксированной диференцировки в

[1] При культуре аскомицетов нередко приходится сталкиваться с таким явлением, что гриб в чистой культуре, несмотря на наилучшие как будто условия, упорно не дает сумчатых стадий, тогда как в естественной обстановке в природе они обычны у данной формы. Весьма вероятно, что в ряде случаев это различие имеет в своей основе гетероталлизм: в природе, где имеется разнородный споровой материал, легко может произойти встреча двух подходящих мицелиев, необходимых для развития сумчатых плодоношений, в чистой же культуре, выводимой, как правило, из одной споры, такие условия создаться не могут. Возможно, далее, что гетероталлизм лежит в основе некоторых Fungi imperfecti. В пределах этой огромной группы (около 25 тысяч видов) для многих видов установлено, что они являются только бесполыми стадиями тех или иных аскомицетов. Самая редкость сумчатых спороношений в ряде случаев может быть объяснена их гетероталлизмом и тем, что разные полы имеют неодинаковое распространение. Наконец, возможно, что у некоторых форм один пол совершенно утрачен (или сделался крайне редким); тогда получается настоящий несовершенный гриб.

половом отношении. Что же касается второго типа гомоталлизма (гетерокариотичного), то таковой с достоверностью установлен у Phycomyces, где он получен экспериментально переливанием протоплазмы (с ядрами) из (—) мицелия в (+) мицелий (Burgeff, 1915, рис. 41, 2). Такой мицелий обычно совсем не дает половых органов и не реагирует ни с (+), ни с (—), но иногда (очень редко) на нем одном образуются зиготы, вероятно, вследствие разделения или отмучивания разнородных ядер в один и другой из копулирующих органов. В естественной обстановке такие гетерокариотические мицелии должны возникать из первично многоядерной споры, содержащей и (+) и (—) ядра, или в результате анастомозов двух мицелиев. Судя по всему, такую же гетерокариотическую основу имеет гомоталличность Neurospora tetrasperma, где в отличие от близких N. sitophila и N. crassa (гетероталличных) аскоспоры залагаются как двуядерные образования (не сестринские ядра) (Dodge, 1927—1928; Wilcox, 1928) (рис. 40). Также у Pleurage anserina, где в сумке нормально залагается по 4 двуядерные споры, они вырастают в гомоталличный мицелий. Но иногда у этого вида вместо одной двуядерной споры развиваются две карликовые одноядерные. Эти последние уже прорастают одна в мицелий (+), другая в мицелий (—). Отсюда можно заключить, что гомоталлизм Pleurage anserina, берущий свое начало от двуядерных аскоспор, имеет в своей основе гетерокариотическое сложение мицелия (Dowding, 1931). Реакция, наблюдаемая при соединении двух разнородных мицелиев гетероталличных видов в случае гименомицетов, которые совершенно лишены половых органов, заключается в появлении анастомозов между их ветвями и переходе ядер из одной анастомозирующей клетки в другую. Таким образом создаются первые двуядерные клетки, которые, разрастаясь, и дают начало двуядерному мицелию. В других же случаях, где имеется настоящий половой процесс (например у мукоровых или Dictyuchus), реакция выражается в появлении на мицелиях половых органов, которые затем и сливаются друг с другом (рис. 41, *1*). Любопытно, что такое образование половых органов происходит раньше, чем два мицелия придут в непосредственное соприкосновение. Таким образом, здесь имеется известное действие на расстоянии. У мукоровых это действие передается даже через пленку коллодия, отгораживающую два разнородных мицелия, и через воздух. Отсюда следует, что здесь имеет место возбуждающее действие веществ, с одной стороны, растворимых и диффундирующих через коллодий, а с другой — летучих (Burgeff, 1924).

Мицелии (+) и (—) реагируют друг с другом не только в том случае, когда они принадлежат к одному виду гриба, но и к разным видам (конечно одной группы, например мукоровых). Таким образом, здесь открывается возможность междувидовых скрещиваний. Правда, большею частью здесь дело не доходит до настоящего слияния, но иногда такая гибридизация удается до конца, например у Neurospora (Dodge, 1928), некоторых Ustilaginales (Kniep, 1926, Goldschmidt 1928, Kämmerling, 1929), Phycomyces blakesleanus × Ph. piloboloides (Burgeff, 1914, 1915, 1928).

Вместе с тем способность (+) и (—) мицелиев реагировать друг с другом при попытках междувидовых скрещиваний позволила установить общий стандарт этих обозначений для ряда видов. Таким образом, среди мукоровых обозначения (+) и (—) не являются случайными для каждого отдельного вида, но устанавливаются по сравнению с теми первоначальными расами, какие получили эти отметки в первых исследованиях Блексли (1904 и след.). У некоторых мукоровых (например Absidia) копулирующие органы не совсем одинаковы, а один больше и другой меньше. Они могут быть отождествлены — первые с женскими и вторые с мужскими половыми органами; также и производящие их мицелии могут быть определены как женские и мужские. Сравнение с ними других строго изогамных мукоровых позволяет установить, что здесь обозначение (+) физиологически соответствует женским, а (—) мужским формам [1]

[1] Исключением оказывается здесь гомоталличный Zygorhynchus heterogamus. У него более крупный гаметангий дает половую реакцию с (+) расами гетероталличных видов, т. е. несет, таким образом, половой заряд (—) (Satina, 1930).

(рис. 41, 3). Понятно, что такая стандартизация возможна только в тех группах, которые имеют половые органы. У совершенно лишенных их базидиальных грибов обозначения (+) и (—) не могут быть приурочены к определенному полу.

Мицелии (+) и (—), т. е. соответственно женские и мужские, гетероталличных грибов иногда отличаются, кроме половой функции, еще и по ряду других свойств. Такие явления известны у мукоровых. Здесь иногда они отличаются по отношению к различным сахарам (Костычев и Елиасберг, 1919), скорости роста: (+) обыкновенно имеет более мощный рост и т. д. Отмечается, далее, большее отложение каротина и жира в (+) мицелиях некоторых видов (особенно в гаметофорах) и т. п. Такие явления часто трактуются как появление вторичных половых признаков. Однако связь указанных отличий именно с половой диференциацией далеко не всегда доказана. Более подробные и планомерно проведенные в этом направлении исследования Сатиной и Блексли показали, что у большинства гетероталличных мукоровых наблюдается более сильная восстановительная способность (восстановление солей селеновой и теллуровой кислоты, перманганата калия и др.) именно у (+) мицелиев, т. е. женских. По Burgeff, это явление зависит от большего скопления у женских рас дубильных веществ. Так как бо̀льшая восстановительная способность свойственна женским экземплярам и среди некоторых других групп растений и животных, то в исследованиях Сатиной и Блексли можно, пожалуй, видеть указание на определенные биохимические отличия протоплазмы того и другого пола (+ и —) у исследованных ими грибов.

Цитология и наследственность. Цитологической основой генотипического определения пола является редукционное деление. У низших грибов оно имеет место при прорастании зиготы, а у сумчатых и базидиальных при образовании аско- и базидиоспор. У фикомицетов прямые цитологические данные в указанном направлении очень скудны. Однако генетический анализ потомства прорастающей зиготы позволяет сделать некоторые весьма вероятные заключения и о тех цитологических процессах, какие здесь происходили при прорастании. У Phycomyces blakesleanus из прорастающей зиготы вскоре образуется зародышевый спорангий (Keimsporangium), споры которого большею частью бывают разных знаков, но не в одинаковом числе. Наряду с этим появляются иногда такие зародышевые спорангии, которые содержат споры только одного знака. Наконец, среди раздельнополых спор попадаются в небольшом числе и нейтральные. Далее, в опытах Burgeff (1928) при скрещивании двух разновидностей Phycomyces, отличающихся друг от друга тремя парами признаков, в потомстве оказалось не восемь различных форм, как следовало бы ожидать, а только четыре (гибрид Aa Bb Cc; возможные гаплонты: 1) ABC, 2) ABc, 3) Abc, 4) AbC, 5) aBC, 6) abC, 7) aBc, 8) abc).

Это последнее обстоятельство заставляет сделать следующие весьма вероятные предположения: все потомство зиготы сводится к одному ядру, претерпевающему редукционное деление на четыре. Что касается других очень многочисленных ядер, содержащихся первоначально в зиготе, то они, вероятно, отмирают. Четыре ядра зиготы, возникшие в результате редукционного деления первичного копуляционного ядра, диференцированы на (+) и (—). В дальнейшем они еще многократно делятся эквационным способом (не меняя, конечно, своего полового знака) и дают в конце концов ядра спор, число коих в спорангии Phycomyces достигает 70—80 тысяч [1]. Размножение первых четырех гаплоидных ядер происходит не с одинаковой скоростью: иногда преобладает размножение ядер (+), иногда ядер (—), или имеет место дальнейшее отмирание ядер одного какого-нибудь знака. В результате в первичном спорангии получается преобладание спор какого-нибудь одного знака. У Mucor mucedo это явление пошло еще дальше. Здесь всегда в зародышевом спорангии имеются только споры одного пола: или (+), или (—) (Blakeslee, 1906).

[1] Споры в зародышевом спорангии, как правило, закладываются одноядерными (в отличие от обычного спорангия на мицелии, где они с самого начала многоядерны). Иногда в зародышевом спорангии споры залагаются как многоядерные и, если в них попадают и (+) и (—) ядра, то в результате из них получается нейтральный гетерокариотический мицелий.

Что касается сумчатых и базидиальных грибов, то здесь имеются многочисленные цитологические исследования относительно редукционного деления копуляционного ядра в сумке и базидии. В первой в результате трех делений, в конце концов, образуется почти всегда восемь гаплоидных ядер, а во второй в результате двух делений — четыре. Каждое из них, как правило, дает ядро споры. Поэтому одна сумка или одна базидия у гетероталличных форм должна нести споры разных полов в равных количествах. Это и наблюдается в действительности.

Обычно считается, что разделение генов при редукции осуществляется во время первого (гетеротипного) деления. Однако поскольку дело касается половых свойств у грибов, это оказывается не всегда так.

Например Dodge и Wilcox (1927, 1928), изучив ядерные деления в развивающейся сумке Neurospora sitophila, установили, что они все происходят одновременно и ориентированы в общем продольно. После третьего деления получается 8 ядер и около них 8 аскоспор, расположенных в один ряд друг за другом. Если теперь изолировать эти аскоспоры в том порядке, как они находятся в сумке, и определить их половые свойства, то можно решить, при каком делении произошло разделение полов. Если при первом, то сверху должны лежать подряд 4 споры одного полового знака, а снизу — другого. Если при третьем — то споры (+) и (—) должны чередоваться через одну, если при втором, то должны чередоваться пары спор одного знака с парами другого. Обыкновенно наблюдается последний случай, что и указывает на расхождение половых генов при втором делении (рис. 42) [1].

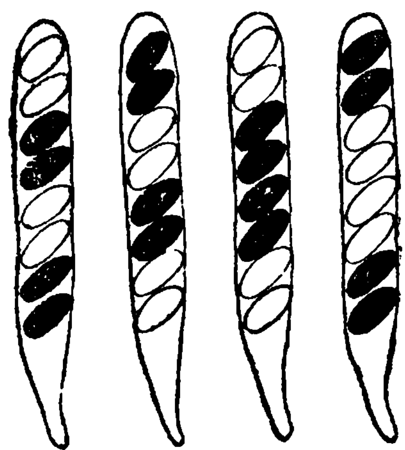


Рис. 42. Схема возможного расположения аскопор в сумке Neurospora sitophila при условии расхождения половых генов при втором делении (споры разных половых знаков показаны светлыми и черными).

В базидиях Ustilago происходит два ядерных деления, ориентированных продольно, и самая базидия делится затем на четыре клетки, лежащие друг над другом. Если первое деление ядра вело за собой разделение половых генов, то указанные клетки базидии или образуемые ими базидиоспоры должны чередоваться попарно, если же это происходило при втором делении, —то они должны чередоваться по половым свойствам, через одну. Фактически чаще бывает второе. В других случаях, как в неразделенных базидиях гименомицетов, применим иной метод, о котором будет сказано ниже. В результате же его применения оказывается, что у одних гименомицетов разделение полов происходит при первом делении ядра в базидии, у других — при втором.

Биполярное и тетраполярное разделение полов. Для раздельнополых организмов мы привыкли различать только два пола: мужской и женский, соответственно (—) и (+). Это же явление наблюдается и у многих грибов; таковы, например, все изученные в этом отношении мукоровые; то же имеет место у аскомицетов, ржавчинных, большинства головневых и некоторых гименомицетов. Однако такое обычное биполярное разделение полов не является у грибов единственным и даже, пожалуй, преобладающим.

В ряде других случаев имеется так называемое тетраполярное разделение полов; при его наличии устанавливаются четыре группы неодинаковых в половом отношении спор (и вырастающих из них мицелиев), так, что каждая группа реагирует только с одной из трех остальных. Это явление установлено у некоторых головневых (Ustilago zeae, Hanna, 1929; Ust. longissima v. macrospora, Bauch, 1930) и особенно распространено и даже, повидимому, преобладает среди гименомицетов. Иногда бывает, что уже на одной базидии образуются все четыре сорта спор (например Coprinus lagopus, Newton, 1926), иногда же споры одной базидии большею частью попарно одинаковы, но на

[1] Согласно данным Lindegren (1932) у видов Neurospora разделение полов может происходить как при первом, так и при втором делении в сумке, причем у Neurospora crassa это значительно чаще происходит при первом делении.

другой соседней базидии развиваются две другие пары, не сходные с первыми (например у Aleurodiscus polygonis, Kniep, 1922). Нередко дело еще осложняется тем, что споры, взятые с одного плодового тела, реагируют в половом отношении со всеми спорами другого плодового тела того же вида, но взятого из другого местообитания. Такое явление наблюдается как у биполярных в пределах одного плодового тела видов (Coprinus comatus и Copr. Friesii, Brunswik, 1924), так и у тетраполярных (Coprinus fimetarius, Brunswik, 1924; Schizophyllum commune, Kniep, 1922, 1930).

Гипотеза Книпа. Указанные необычные и с первого взгляда очень сложные явления половой диференцировки представляют весьма большой интерес в общебиологическом отношении. Для объяснения их приходится строить гипотезы. Наиболее разработана из них гипотеза Книпа (1922, 1928, 1929). Согласно ей при обычном биполярном разделении полов во время редукционного деления ядра происходит расщепление в одной паре половых факторов. Таким образом, если диплоидное ядро, точнее—его содержащую половые признаки часть, мы обозначим как Aa, то после редукции из него получатся четыре ядра: A, A, a, a, которые попарно тождественны и соответствуют A — мужским (—) и a женским (+). При тетраполярном разделении полов происходит расщепление в двух парах факторов, причем они расщепляются самостоятельно и, стало быть, находятся в разных хромосомах. Диплоидное ядро при этом мы должны обозначить как $Aa\ Bb$. При редукционном делении из него образуются четыре ядра, в которых половые факторы могут распределяться следующим образом:

1) AB, AB, ab, ab на одних базидиях и Ab, Ab, aB, aB на других или
2) AB, Ab, aB, ab на одной базидии.

Первый случай мы имеем, например, у Aleurodiscus polygonis, где на каждой базидии обычно образуются споры только двух сортов, а на другой — двух других сортов. Второй случай мы имеем у Coprinus lagopus или Collibia velutipes, где на одной базидии образуются все четыре сорта спор.

Цитологически два указанных типа можно объяснить таким образом, что у Aleurodiscus первое деление ядра в базидии оказывается редукционным по отношению к половым свойствам. В результате его получаются два не сходных генетически ядра, например AB и ab в одних базидиях или Ab и aB в других. Делясь второй раз уже без редукции, они дают каждое по паре одинаковых ядер. У Coprinus lagopus редукционным в отношении половых свойств оказывается второе деление. Поэтому получившиеся после первого деления два одинаковых ядра, при втором дают четыре неодинаковых (AB, Ab, aB, ab). Впрочем, такая строгая связанность расхождения половых генов с тем или другим делением выдерживается не всегда. Позднейшими работами Книпа было обнаружено, что у Aleurodiscus некоторые тетрады базидиоспор (т. е. полученные каждая с одной базидии) оказываются диференцированными тетраполярно. Очевидно, в этом случае редукция по половым генам была передвинута на второе деление. Также и у Coprinus lagopus наблюдались отклонения от типичной для него тетраполярной диференцировки каждой тетрады в сторону биполярной. Это указывает на происшедшее в некоторых базидиях перемещение расхождения половых генов с второго деления на первое. Повидимому, такие перемещения могут вызываться в известной мере и внешними условиями развития базидий.

Согласно гипотезе Книпа полученные вышеуказанными путями гаплонты тетраполярных в половом отношении гименомицетов могут нормально соединяться с другими лишь в том случае, если они отличаются по обоим половым факторам, т. е. AB копулирует с ab, или Ab копулирует с aB, но в иных комбинациях копуляция не наступает. В результате копуляции в том и другом случае восстанавливается, в конце концов, снова диплоидное ядро $Aa\ Bb$.

Для объяснения половой реакции между спорами из разных плодовых тел Книп предполагает, что каждый половой фактор может существовать в нескольких видоизменениях (аллеломорфах). Если диплоидные ядра одного плодового

тела мы обозначаем как $Ab\ Bb$, то на другом они могут соответствовать $A^1a^1\ B^1b^1$ и т. д. Из первого мы получили гаплонты AB, Ab, aB, ab, и из второго — $A^1\ B^1$, $A^1\ b^1$, $a^1\ B^1$, $a^1\ b^1$. Они отличаются в обоих факторах и могут поэтому копулировать в любых комбинациях. В случае если видоизмененной является только одна пара факторов, то копуляция должна наступить лишь в половине возможных комбинаций. Например $AaBb$ дает гаплонты AB, Ab, aB, ab, а $A^1\ a^1\ Bb$ — дает гаплонты A^1B, A^1b, a^1B, a^1b; каждый из этой четверки отличается обоими факторами только от двух гаплонтов другой четверки. Гипотеза Книпа хорошо согласуется с результатами многочисленных комбинаций гаплоидных мицелиев, которые были проведены как им, так и другими исследователями.

Однако имеется ряд явлений, которые не совсем укладываются в эту гипотезу в ее чистом виде. Это будут, например, явления, так называемого, гетеро-гомоталлизма и, особенно, относительной сексуальности. Гетеро-гомоталлизмом называется превращение формы, бывшей в начале раздельнополой (гетероталличной) в обоеполую (гомоталличную). У некоторых форм это превращение наблюдается столь часто, что стираются границы между гомоталлизмом и гетероталлизмом. Такое явление наблюдалось как у форм с биполярной сексуальностью (например Coprinus radians, Vandendries, 1924), так и у форм тетраполярных (например Coprinus micaceus, Vandendries, 1927). Явление относительной сексуальности известно особенно у водорослей, но встречается также и среди грибов. Оно заключается в том, что если мы имеем две группы гамет (или, общее, — гаплонтов) A и B, которые копулируют друг с другом и могут быть обозначены одни как мужские, другие как женские (или соответственно — и +), то существует еще третья группа С, которая копулирует как с A, так и с B, т. е. ведет себя как бы женская в одном случае и как бы мужская — в другом.

К той же категории принадлежит нередко наблюдаемое явление, что при комбинации мицелиев одного вида, различаемых как (+) и (—), наступает в разных случаях весьма неодинаковая количественно половая реакция. В одних случаях она еле заметна или совсем даже отсутствует, в других выражена очень сильно со всеми переходами. Это установлено, например, у Penicillium luteum (Derx, 1925), Absidia (Blakeslee, 1927) и др.

Гипотеза Гартмана. Для объяснения такого сорта явлений возможно воспользоваться дополнительной к Книпу гипотезой, предложенной Гартманом (1929) и еще ранее для высших растений высказанной Корренсом (1907, 1913). Согласно ей как мужские, так и женские гаметы (соответственно гаплоидные ядра раздельнополых форм) содержат в себе обе половые потенции, но, кроме того, в них присутствуют особые факторы-реализаторы, действие которых сводится, повидимому, к подавлению противоположного пола. Эти факторы-реализаторы по своему проявлению соответствуют тем половым факторам, которые принимает Книп, но отличаются тем, что им придается количественное значение, тогда как у Книпа они отличаются качественно. В случае биполярного разделения полов факторы-реализаторы присутствуют в диплоидном ядре в количестве одной пары, а в случае тетраполярного разделения — в количестве двух пар (каждая пара при редукционном делении расщепляется). Обозначая по предложению Корренса мужскую и женскую потенции как A и G, а факторы-реализаторы соответственного пола — как α и γ, мы можем представить диплоидное ядро биполярных в половом отношении форм следующим образом: $\begin{bmatrix} AG & AG \\ \alpha & \gamma \end{bmatrix}$; при редукционном делении из него образуется по паре: $\begin{bmatrix} AG \\ \alpha \end{bmatrix}$ и $\begin{bmatrix} AG \\ \gamma \end{bmatrix}$. Первая выявляется как мужская, так как присутствие реализатора α подавляет в ней женскую потенцию; вторая, наоборот, выявляется как женская. В случае тетраполярных в половом отношении форм их диплоидное ядро должно получить обозначение: $\begin{bmatrix} AG & AG \\ \alpha\gamma & \alpha'\gamma' \end{bmatrix}$. При редукции из него могут выявиться или четыре гаплонта, сходные попарно: $\begin{bmatrix} AG \\ \alpha\gamma \end{bmatrix}$

и $\begin{bmatrix} AG \\ \alpha'\gamma' \end{bmatrix}$ — случай Aleurodiscus, или все четыре различные: $\begin{bmatrix} AG \\ \alpha\gamma \end{bmatrix}$, $\begin{bmatrix} AG \\ \alpha\gamma' \end{bmatrix}$, $\begin{bmatrix} AG \\ \alpha'\gamma \end{bmatrix}$, $\begin{bmatrix} AG \\ \alpha'\gamma' \end{bmatrix}$ — случай Coprinus lagopus.

Присутствующие здесь в каждой гамете факторы-реализаторы обоих полов имеют неодинаковую мощность, что и определяет, в конце концов, ту или иную половую функцию. Таким образом, половая диференцировка сводится, согласно этим представлениям, к количественным различиям — к разнице, так сказать, половых потенциалов. В эту дополнительную гипотезу Гартмана укладываются и те явления, которые представляют известные затруднения для гипотезы Книпа. Гомо-гетероталлизм сводится к изменению напряжения (выравниванию) реализаторов пола. Относительная сексуальность объясняется таким образом, что копуляция наступает, если между копулянтами существует некоторая разница половых потенциалов, не меньшая определенного minimum'a$=n$. Если представить, что A имеет потенциал$=-\frac{n}{2}$, а B$=+\frac{n}{2}$, то A и B копулируют; если далее C имеет потенциал не менее чем 1,5 n, то он будет копулировать как с A, так и с B. Таким же образом разностью потенциалов объясняется и различная сила половой реакции в разных случаях («половая жадность»). Копуляция гаплонтов, происшедших из разных плодовых тел, также проще объясняется различной высотой потенциала, а не качественными отличиями соответственных аллеломорфов, так как в последнем случае приходится допускать очень большое количество этих качественно отличных аллеломорфов в разных местах. Наконец, преимуществом указанных количественных представлений является и то, что они позволяют свести тетраполярный тип разделения полов к двум привычным нам началам (мужскому и женскому) аналогично (но, конечно, не тождественно) положительному и отрицательному электрическому потенциалу. При такого рода представлениях относительно половой диференцировки нужно только иметь в виду, что количественные изменения реализаторов происходят не постепенно, а скачками, или, что одно и то же, результаты этих изменений сказываются лишь при переходе за известный предел.

Гипотеза факторов самостерильности. Согласно этой гипотезе половая тетраполярность объясняется таким образом, что гаплонты отличаются друг от друга по существу только одним половым фактором, т. е. в основе являются обычными биполярными (мужскими или женскими), но, кроме того, они содержат еще особый фактор самостерильности, который препятствует их соединению. Последнее наступает лишь в том случае, если эти факторы самостерильности различны. Таким образом, из каждой пары половых факторов Книпа (AB, ab, Ab, aB) один толкуется как собственно половой, а другой—как фактор самостерильности. В пользу такого рода представлений можно привести не только то, что они сводят дело к более привычным нам двум полам, но и то, что наличие факторов самостерильности довольно хорошо доказано у некоторых высших растений (например у отдельных рас табака) Корренсом. Повидимому, и у грибов они также обнаруживаются. Например, у Ascobolus magnificus, биполярно гетероталличного аскомицета, каждый односпоровый мицелий развивает и женские и мужские органы, но они не копулируют друг с другом, и поэтому апотеции в этом случае не развиваются. Если же встречаются мицелий (+) с мицелием (—), то копуляция, повидимому, происходит между мужскими и женскими органами разных мицелиев и дальнейшее развитие идет нормально (Gwynne-Vaughan and Williamson, 1932). Можно думать, что в основе указанных явлений лежат именно факторы самостерильности, одинаковые в органах односпорового мицелия и различные в разных мицелиях, обозначаемых как (+) и (—). Аналогичные данные имеются и относительно некоторых других аскомицетов.

Гипотеза гормонального действия. Возможно и иное объяснение указанных явлений у гетероталличных аскомицетов. Moreau указывает, что у Neurospora наблюдается действие друг на друга двух разнородных мицелиев даже в

том случае, если они не приходят в непосредственное соприкосновение, а в новейшей работе этого автора (1938) сообщается, что даже убитый повышенной температурой мицелий одного штамма Neurospora вызывает развитие перитециев на односпоровой культуре другого штамма. Автср объясняет это явление действием гормонов, которые различны в обоих штаммах, и лишь при их взаимодействии получается стимул для развития перитециев на мицелии, который по существу является обоеполым. Остается невыясненным, насколько такие гормональные действия имеют место и у других биполярно гетероталличных аскомицетов. Для тетраполярных базидиомицетов оно кажется мало применимым и во всяком случае недостаточным, так как там оба фактора пола менделируют, т. е. связаны с генами. Хотя и не исключена возможность, что физиологически их действие проявляется выработкой гаплонтом тех или иных веществ, возможно и типа гормонов, но все-таки только констатация этого факта, без анализа наследственной основы его, была бы недостаточной.

Приведенные гипотезы как будто очень различно толкуют механизм тетраполярной половой диференцировки. Однако если отвлечься от генетической символики, полезной для наглядной передачи, но по существу условной, то разница окажется не такой большой. По существу все эти гипотезы не исключают, а лишь взаимно дополняют друг друга в тех или других частных случаях. В конкретной работе чаще опираются на формулировки Книпа как более ранние и поэтому более разработанные.

Как это принято в генетике, для суждения о половой диференцировке отдельных спор или выросших из них отдельных мицелиев используют в первую очередь числовые отношения результатов всевозможных попарных комбинаций между ними. При этом выясняется, распадается ли вся масса их на две группы, по 50% в каждой (биполярная диференцировка), или на четыре группы, по 25% в каждой (тетраполярная диференцировка). Однако такие простые отношения нередко нарушаются, что может зависеть от разных причин, а именно:

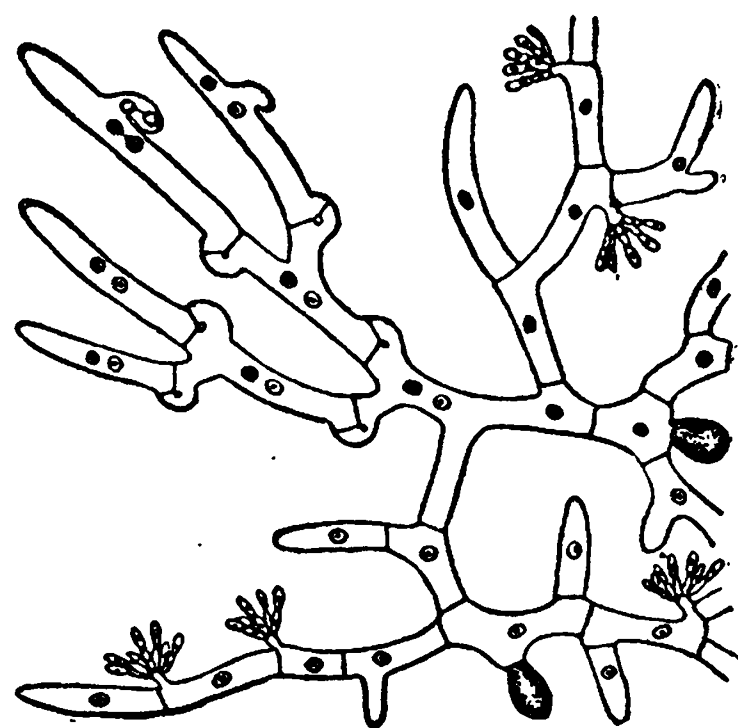
1) Явления гетеро-гомоталлизма (см. стр. 54).

2) Незаконные копуляции. Они выражаются в том, что гаплонты тетраполярной формы копулируют иногда и в том случае, когда они различны только по одному фактору из двух, имеющихся в каждом. Такой обязательно различный фактор обозначается по Книпу как *A* или *a*, тогда как другой, могущий быть и общим, обозначается как B или b. Таким образом, незаконная копуляция может быть, например, между *aB* и *AB*, но невозможна между *aB* и *ab*. Полученные в результате незаконной копуляции диплоидные мицелии отличаются часто некоторыми неправильностями дальнейшего развития.

3) Мутации в том или ином факторе. Они нередко наблюдались в ранее проверенном генетически материале и вели за собой совсем неожиданные копуляции и развитие диплоидного мицелия с иным, наследственно постоянным, генотипом.

Диплоидизация мицелия. Если у низших грибов и аскомицетов диплоидизация, т. е. переход от гаплоидного к диплоидному состоянию, осуществляется в половых органах, то у базидиомицетов, где половые органы отсутствуют, это происходит по-иному. Базидиоспора, как правило, прорастает в гаплоидный мицелий, сложенный из одноядерных или иногда из многоядерных клеток, но без ассоциации ядер в дикарионы. У гомоталлических форм такой мицелий в изолированном состоянии развивает далее диплоидный мицелий с дикарионами и у большинства с пряжками. Это осуществляется, повидимому, чаще всего в результате анастомозов между ветвями одного мицелия и перехода ядра из одной клетки в другую. Таким образом формируются первые дикарионы, и содержащие их клетки, разрастаясь и делясь, дают начало диплоидным гифам. У гетероталличных форм все это происходит в результате анастомозов между гифами двух разнородных в половом отношении мицелиев (рис. 43). При этом у одних видов диплоидный пряжковый мицелий начинается в непосредственной близости от места анастомоза (Corticium), а у других—в более или менее значительном отдалении от него и нередко сразу в нескольких местах (Typhula erythropus). Можно думать, что в этом последнем случае ядро,

перешедшее через отверстие анастомоза, не ассоциируется сразу в дикарион с ядром воспринявшей его клетки, а переходит из нее в другие соседние клетки через образующиеся отверстия в поперечных перегородках. При этом оно размножается, и где-то в отдалении и в разных клетках происходит, наконец, образование дикарионов. Весьма интересные экспериментальные данные относительно такой диплоидизации получены Беллером (1931). Ему удалось у Coprinus диплоидизировать гаплоидный мицелий (AB), действуя на него небольшим кусочком диплоидного мицелия ($AB + ab$). При этом предполагалось, что у последнего те ядра дикарионов, которые имеют генетический состав (ab) могут вступить в ассоциацию с ядрами гаплоидного мицелия (AB), так как отличны от них по обоим половым факторам. Результаты получились положительные, и гибридологический анализ потомства полученного диплоидного мицелия показал, что он действительно имел ожидавшийся генетический состав ($AB+ab$). Этот опыт показывает возможность расщепления образовавшегося дикариона и самостоятельного действия каждого из слагающих его двух ядер [1].


Рис. 43. Схема происхождения диплоидного мицелия гименомицета из анастомоза двух гаплоидных.

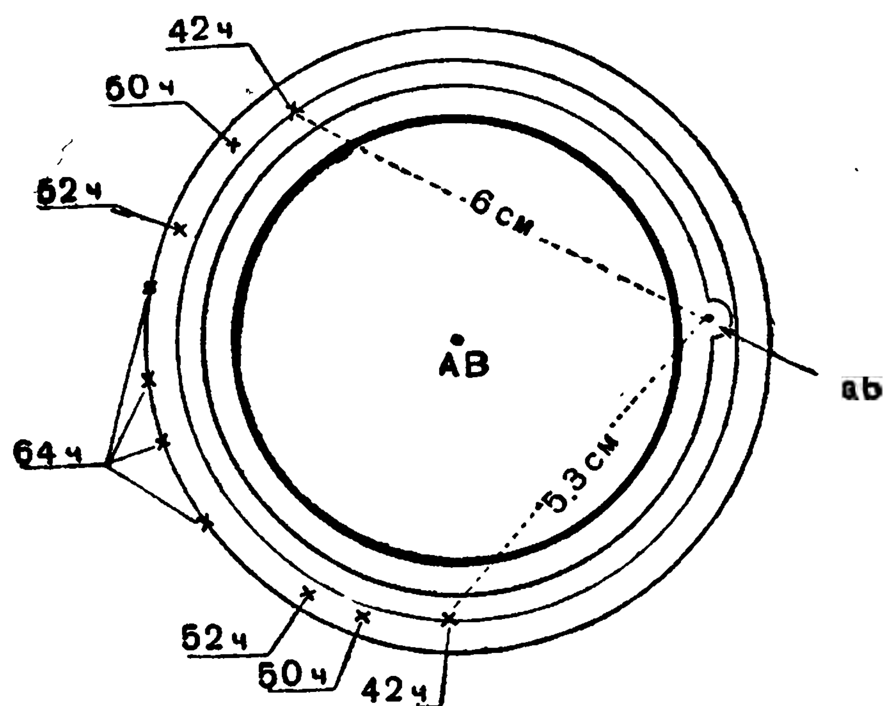


Рис. 44. Схема диплоидизации гаплоидного мицелия Coprinus lagopus *(AB)* кусочком другого мицелия того же вида *(ab)*. Жирный круг обозначает контур разросшегося мицелия *(AB)*, когда близко от него был помещен кусочек *(ab)*. Дальнейшие концентрические круги указывают каждый на суточное разрастание мицелия *(AB)*. Значками *x* указаны первые диплоидные участки с пряжками; отмечено, через сколько часов после встречи *(AB)* и *(ab)* они появились. Две хорды, проведенные пунктиром, указывают общее направление и длину пути диплоидизирующих ядер *(ab)*.

Еще более сложное явление было установлено в других опытах Беллера. Он диплоидизировал гаплоидный мицелий (Ab) действием на него диплоидного ($AB+ab$). Оба ядра последнего имеют один общий ген с ядром гаплонта, следовательно, нормальное соединение их невозможно. Однако в опыте получился диплоидный мицелий. Он развивался дальше, дал плодовое тело, и анализ полученных с него базидиоспор показал, что диплонт соответствовал здесь составу ($Ab+aB$). Надо думать, что здесь произошло не только расщепление дикариона, первоначально диплоидизирующего мицелия, но и серьезная перестройка отдельных его ядер, выразившаяся в получении из дикариона состава ($AB+ab$) ядер состава (aB) и (Ab), из которых первое могло вступить в ассоциацию с ядром первоначального гаплонта (Ab). Возможно, что материальной основой этого явления явился обмен хромозомами между ядрами дикариона во время их одновременного параллельного деления.

Представляет также большой интерес скорость процесса диплоидизации, установленная в опытах Беллера (рис. 44). При действии кусочка гаплоидного мицелия (ab) на гаплоидный (AB) первые пряжки на последнем появляются через 42 часа на расстоянии 6 *см* от места нахождения диплоидизирующего начала (ab). Отсюда скорость движения диплоидизирующего ядра (ab), иду-

[1] Аналогичная этому диплоидизация указана для ржавчинных грибов (Brown, 1932). Односпоровая гаплоидная инфекция Puccinia helianthi (однохозяйственная форма) не переходит в диплоидное состояние и не развивает эцидиоспор, но если рядом с ней посеять уредоспоры, дающие диплоидный мицелий, то и бывший гаплоидный мицелий развивает эцидиоспоры.

щего по гифам мицелия (*AB*) определяется как 1,5 *мм* в 1 час. Это если считать по прямой линии. На самом деле путь ядра, идущего вдоль изгибающихся и ветвящихся гиф, более сложен и должен считаться раза в три больше, так что истинная скорость ядра определяется уже в 4,5 *мм* в 1 час. При этом нужно еще принять во внимание прохождение его через многочисленные поперечные перегородки. По подсчетам на протяжении всего указанного пути ядра за 42 часа их должно быть около 2500.

Выше был указан наиболее обычный путь диплоидизации гетероталличных форм путем соединения двух разнородных в половом отношении гаплоидных мицелиев, полученных из базидиоспор. Однако существует и иной путь в виде перенесения гаплоидных конидий или оидий с мицелия одного пола на мицелий другого пола. Это явление широко распространено у Uredinales, где такое значение имеют пикноспоры, переносимые насекомыми на другой гаплоидный мицелий (см. Uredinales в системат. части).

То же самое обнаружено у Coprinus lagopus, где установлено перенесение насекомыми гаплоидных оидий, и в результате этого получилась диплоидизация гаплоидного мицелия (Brodie, 1931). Повидимому, это явление довольно широко распространено и у других гетероталличных гименомицетов, которые нередко очень обильно образуют оидии на гаплоидном мицелии (Brodie, 1936). Наконец, то же самое наблюдалось и у сумчатых грибов: перенесение оидий гетероталличного Ascobolus stercorarius на другой гаплоидный мицелий его вызывало на последнем образование апотециев (Dowding, 1931).

Гибридизация. Как было указано выше, при наличии гетероталлизма половая реакция может получиться также между гаплонтами, принадлежащими к разным расам, видам и даже родам грибов. Если она доходит до конца, то получаются гибриды. Изучение их методами генетики, начатое сравнительно недавно, открывает тем не менее перед микологией новые и значительные перспективы. Гибридизация всего легче удается между расами одного вида. Как примеры можно указать на гибриды между нормальным Phycomyces blakesleeanus и его разновидностью, или расой, piloboloides, изученные Burgeff (1914, 1915, 1928).

Из других сапрофитов много изучалась Neurospora (Dodge). Здесь удавалась гибридизация не только между расами или полученными в культуре мутантами, но и между видами (N. sitophila × N. crassa, N. sitophila × N. tetrasperma).

Гибридологический анализ полученного потомства позволил проследить наследование целого ряда признаков: окраски, образования конидий, числа спор в сумке, половых свойств. Все они наследуются независимо друг от друга и следуют в общем правилам Менделя. Только для межвидовых гибридов N. sitophila × N. tetrasperma отмечается, что полного восстановления родительских признаков в следующих поколениях кое-где не происходит.

Из паразитных грибов гибридизация изучалась у головневых и ржавчинных. Как примеры можно указать гибриды между расами Ustilago antherarum (Goldschmidt, 1928). На них было выяснено наследование ряда морфологических и биологических признаков (способность заражать те или иные растения). Оказалось, что большинство установленных биологических форм Ustilago antherarum представляют мутации, так как обнаруживают расщепления в потомстве гибрида, другие оказались модификациями, не расщепляющимися по Менделю (forma Silene saxifraga). Получены также и межвидовые скрещивания у головневых, например Tilletia tritici × T. laevis (Flor, 1932).

У ржавчинных грибов гибридизация изучалась главным образом в связи с вопросами о происхождении у них биотипов (см. ч. II, Uredinales). Скрещивания различных биотипов Puccinia graminis производились нанесением пикноспор одного биотипа на гаплоидный мицелий (на листе барбариса) другого биотипа. В результате получились эцидиоспоры, а заражение ими злака давало уредоспоры. Последние главным образом и испытывались на их заражающую способность по отношению к разным злакам. В результате было обнаружено, что гибридные уредоспоры получают нередко ясные новые свойства, отсутствовав-

шие у родителей. Одни из них оказывались тождественными с другими уже известными биотипами, а другие с новыми, еще не известными. Отсюда можно заключить, что и в природе имеются широкие возможности для возникновения новых биотипов ржавчины путем гибридизации. Это положение имеет не только большое теоретическое значение, но также очень важно для практики фитопатологии.

ЛИТЕРАТУРА

Ames, 1932. A. hermaphrod. self-steril but crossfertil condition in Pleurage anserina. Bul. Tor. bot. Club, v. 59.

Bauch R., 1930. Ü. multipolare Sexualität von Ustilago longissima. Arch. f. Protistenkunde, 70.

Blakeslee A. S., 1904. Sexual reproduction in the Mucorineae. Proc. Amer. Acad. Sci., 40.

Blakeslee A. S., 1904. Zygospore germination in the Mucorineae. Ann. Mycologi, 4.

Brodie., 1931. The oidia of Coprinus lagopus and their relation with Insects. Ann. of Bot., v. 45.

Bródie., 1936. The occurence and Function of Oidia in the Hymenomycetes. Amer. Journ. Bot., v. 23.

Brunswik H., 1924. Untersuchungen über die Geschlechts-und Kernverhältnisse bei... Coprinus. G. Fischer, v. Jena.

Bruyn, 1937. Heterothallism in Peronospora parasitica, Genetica, v. 19.

Burgeff H., 1928. Variabilität, Vererbung etc... bei Phycomyces. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre, B. 49.

Burgeff und Seybold, 1927. Zur Frage der biochemischen Unterscheidung der Geschlechter. Zeitschr. f. Bot., B. 19.

Butler L. S., 1930. Corticium centrifugum, a heterothallic pathogene of apples. Journ. Agr. Res., v. 41.

Christensen, 1929. The influence of t° on the Frequency of Mutation in Helminthosporium sativum. Phytopath., v. 19.

Christensen., 1931. Studies on the Genetick of Ustilago Zeae. Phytopath. Zeitschrift, Bd. 4.

Craigie J. H., 1927. Discovery on the function of the Pycnidia in the Rust Fungi. Nature, v. 120.

Craigie, 1931. An experimental Investigation of Sex in the Rust Fungi. Phytopath., vol. 21.

Couch J. H., 1926. Heterothallisme in Dictyuchus. Ann. of Bot., v. 40.

Derx H. G., 1926. Heterothallisme on the Genus Penicillium. Trans. Brit. Myc. Soc., 11.

Dickson S., 1927. Experiments on the Physiology and Genetics of the Smut Fungi. Proc. R. Soc., London, v. 101.

Dodge R. O., 1927. Nuclear phenomena associated with heterothallisme and homothallisme in the ascomycete Neurospora. Journ. Agr., Res. v. 35.

Dodge R. O., 1928. Production of fertile hybrids in... Neurospora. Journ. Agr. Res., v. 36.

Dodge R. O., 1928. Unisexual conidia from bisexual mycelia. Mycologia, v. 20.

Dodge R. O., 1929. The nature of giant spores and segregation of sex factors in Neurospora. Mycologia, v. 21.

Dodge, 1930. Breeding albinistic Strains of Monilia. Mycologia, v. 22.

Dodge R. O., 1931. Inheritance of albinistie non conidial Characters in interspecies Hybrids in Neurospora. Mycologia, v. 23.

Dowding. 1931. Sexuality of normal, giant and dwarf Spores of Pleurage anserina. Ann. of Bot., v. 45.

Dowding., 1931. Sexuality of Ascobolus stercoreus and the transportation of the oidia by Mites and Flies. Ann. of Bot., v. 45.

Drayton, 1934. The sexual mechanism of Sclerotinia gladioli. Mycologia, v. 26.

Flor. 1932. Heterothallism and hybridisation in Tilletia tritici and T. laevis. Journ. Agr. Res., v. 44.

Fries, 1935. Crucibulum vulgare and Cyatus striatus — zwei Gasteromyceten mit tetrapolarer Geschlechtsverteilung. Bot. Notizer.

Goldschmidt V., 1928. Vererbungsversuche mit biologischen Arten des Antherenbrandes. Zeitschr. f. Bot., B. 21.

Gwynne-Vaughan, 1930. Contribution to the Studie of Humaria granulata. Ann. of Bot., v. 44.

Gwynne-Vaughan and Williamson, 1932. Cylology and Development of Asobolus magnificus. Ann. of Bot., v. 46.

Hanna, 1929. Studies in the physiology and cytology of Ustilago Zeae. Phytopath, v. 19.

Harder, 1926. Microchirurgische Untersuchungen und geschlechtliche Tendenz d. Paarkerne d. homothallischen Coprinus sterquilinus, Planta. Bd. 2.
Harder R., 1927. Zur Frage über die Rolle von Kern und Plasma im Zellgeschehen und bei der Übertragung von Eigenschaften nach mikrurgishen Untersuchungen an Hymenomyceten. Zeitesch. f. Bot., B. 19.
Hartmann M., 1929. Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Protisten u. Thallophyten. Handb. d. Vererbungswiss.
Hüttig, 1935. Die Sexualität von Glomerella lycopersici und ihre Vererbung. Biol., Cbl., Bd. 54.
Johnson, Newton and Brown, 1932. Hybridisation of Pucc. graminis tritici with. P. gram. secalis and P. gram. agrostidis. Scientific Agriculture, v. 13.
Kämmerling, 1929. Über Geschlechtsverteilung und Bastardierung von Ustilago longissima und ihrer Varietät macrospora. Zeitschr f. Bot,. B. 22.
Клюшникова, 1936. О половой диференцировке среди высших базидиальных грибов. Успехи современной биологии, т. 5.
Kniep H., 1922. Über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg.
Kniep H., 1929. Vererbungserscheinungen bei Pilzen. Bibliogr. Genetica, v. 5.
Kniep H., 1930. Über Selektionswirkungen in Massenaussaten von Schizopyllum commune. Zeitschr. f. Bot., B. 23.
Lehfeld, 1922. Über die Entstehung d. Paarkernmyzels bei heterothallischen Basidiomyceten. Hedwigia, Bd. 64.
Lindegren C., 1932. The genetics in Neurospora, I a. II Segregation of the Sex factors. Bull. Torrey Bot. Club, v. 59.
Lorenz, 1933—1934. Beitr. z. Entwicklungsgeschichte von Sphaerobolus. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 81.
Mittmann, 1933. Kulturversuche und zytologische Untersuch. in der Gattung Ceratostomella. Jahrb. wiss. Bot., Bd. 77.
Moreau, 1938. La formation hormonale des perithèces chez les Neurospora. C. r. acad. Paris, v. 206, p. 369.
Moruzi, 1932. Recherches cytol. et experim. sur la formation des perithèces chez les Ascomycètes. Thèse, Paris.
Newton D. E., 1926. The distribution of Spores of diverse Sex in the hymenium of Coprinus lagopus. Ann. of. Bot., v. 40.
Newton and Johnson, 1932. Specialisation and Hybridisation of... Pucc. graminis tritici in Canada. Dominion of Canada, Dep. of Agriculture, Bull. N 160.
Quintanilha, 1933. Problème de la sexualité chez les champignons. Coimbra.
Quintanilha, 1935. Cytoligie et génétique de la sexualité chez les Hyménomycètes. Boletin da societate Broteriana.
Rodenhiser, 1932. Heterothallism and hybridisation in Sphacelotheca sorgi and S. cruenta. Journ. Agr. Res., v. 45.
Рыжков, 1936. Генетика пола.
Sass, 1929. The cytog. basis for homothallism and heterothallism in the Agaricaceae. Amer. Journ. Bot., v. 16.
Satina and Blakeslee, 1926. Studies on biochemcal differences between (+) and (—) Sexes in Mucors. Proc. Nat. Acad. Sci., v. 12.
Satina and Blakeslee, 1926. The Mucor parasite Parasitella in relation to Sex. Ibidem.
Satina and Blakeslee, 1927. Further Studies on biochem. differences between Sexes in plants. Ibidem, v. 13.
Satina, 1930. Imperfect sexual reactions in homothallic and heterothallic Mucors. Bot. Gaz., v. 90.
Seaver, 1927. Additional data on sex reaction in... Neurospora tetrasperma. Mycologia, v. 29.
Thren, 1937. Gewinnung und Kultur von den monocaryotischen und dikaryotischen Mycel v. Ustilago nuda. Zeischr. f. Bot., Bd. 31.
Vandendries R., 1923. Recherches sur le déterminisme sexuel des Basidiomycètes. Mem. Acad. de Belgique, v. 5.
Vandendries R., 1927. Nouvelles recherches sur le comportement sexuel de Coprinus micaceus. Mém. Acad. Belg., v. 9.
Wesendong, 1930. Über sekundäre Geschlechtsrkmemale bei Phycomyces. Planta. 13. 10.
Wilcox, 1928. The Sexuality and Arrangement of the Spores in the Ascus of Neurospora sitophila. Mycologia, v. 20.

Глава VI

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ

С точки зрения химического состава изучены преимущественно плодовые тела различных высших грибов. О нем может дать представление приводимая таблица.

ТАБЛИЦА ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ПЛОДОВЫХ ТЕЛ НЕКОТОРЫХ ГРИБОВ

Виды грибов	Вода	Белки и другие азот. экстрагируемые вещества	Углеводы и близкие безазотистые экстрагируемые вещества	Жиры	Вещества оболочки	Зола
Boletus edulis (белый гриб)	91,3	41,15	42,65	1,95	6,8	7,4
Boletus scaber (подберезовик) . .	84	45	18,4	5,9	20,5	9,1
Lactarius deliciosus (рыжик)	90	38,12	19	7,97	27,4	8,1
Psalliota campestris (шампиньон) .	91,2	53,5	40,25	1,72	9,6	5,64
Cantharellus cibarius (лисичка) . . .	92	32,2	41,4	1,88	13	11,45
Helvella esculenta (сморчок)	89,5	30,19	51,5	2	6,76	9,33

Из таблицы видно, во-первых, высокое содержание воды, около 90%. Это относится к сочным плодовым телам; в твердых деревянистых телах трутовиков воды меньше до (60—80%); особенно же мало ее в покоящихся органах грибов — склероциях, например, в склероциях спорыньи — 5—10%. Содержание воды в мицелии должно быть не меньше, чем в сочных плодовых телах, однако количественные определения не могут здесь дать ясных результатов, ввиду различной в разных случаях плотности и рыхлости мицелия и наличия капиллярной воды между гифами.

Золы содержится в среднем около 10% от сухого веса (от 5 до 12% у разных представителей). В ней большею частью преобладает K_2O (до 50% от всей массы золы) и несколько меньше P_2O_5 (25—30%). Однако во многих случаях фосфор преобладает над калием. Например, в золе дрожжей содержится до 50% и выше P_2O_5 и около 30% K_2O. Такие же отношения имеют место в плодовых телах шампиньона. Остальные элементы золы содержатся в значительно меньших количествах. Из них больше других Na_2O (0,5—2%), CaO (0,5—5%), SO_2(2—5%, а у некоторых до 10% и даже выше, например в золе плодовых тел Boletus edulis). В значительно меньших количествах содержатся: Mg, Fe, Al, Mn, Si, Cl и др.[1].

Из органических веществ на первом месте стоят белки, хотя приводимые цифры нужно считать несколько преувеличенными. Дело в том, что они вычисляются обыкновенно на основании общего содержания азота, а при этих условиях в рубрику «белки» попадают и иные азотистые вещества.

Белки и азотистые основания. Главная масса белков принадлежит к трудно растворимым и неизвлекаемым растворами солей и слабыми щелочами. Поэтому переваримость грибных белков при питании ими не высока. Из продуктов азотистого распада обнаруживаются аминокислоты, как лейцин (в склероциях спорыньи), тирозин (в Lycoperdon), гистидин (белый гриб, шампиньон, спорынья), аргинин (белый гриб), гуанидин (Aspergillus, Penicillium). Так же как продукты распада белков и аминокислот, распространены, хотя и в небольших количествах, амины. Некоторые из них, как путресцин ($C_{14}H_{22}N_2$), обычно появляющийся при гнилостном распаде, у грибов могут образоваться, повидимому, и без участия бактерий. Также широко распространены пуриновые основания (ксантин и др.). Весьма большое значение как продукт азотистого

[1] В некоторых случаях анализы дают очень высокое содержание CaO, например, в мицелии домового гриба (Merulius lacrymans) 14,7% от общего веса золы. Однако здесь учитываются не столько содержащиеся в клетках, сколько находящиеся на поверхности кристаллы оксалата кальция — результат выделения грибом щавелевой кислоты; в плодовых телах того же Merulius содержится только 0,35% CaO от веса золы.

обмена имеет мочевина, содержащаяся в значительных количествах (в зрелых плодовых телах шампиньона до 13% от сухого веса, по определению Иванова).

По исследованиям Н. Н. Иванова и некоторых других авторов, мочевина образуется как дальнейший продукт распада белков из аргинина, гуанидина и др. аминокислот в процессе их дезаминирования. В этом случае она может рассматриваться как продукт отброса и даже выделяется грибом в окружающую среду. С другой стороны, при достаточном содержании углеводов в клетке мочевина вместе с ними синтезируется в аминокислоты. Таким образом, по мнению Иванова, роль мочевины у грибов аналогична той роли, какую играет у зеленых растений аспарагин (у грибов совершенно отсутствующий). Мочевина под влиянием фермента уреазы легко распадается в грибах и дальше с образованием аммиака, но, с другой стороны, она может и синтезироваться ими из аммиака, что доказывается значительным повышением ее содержания при искусственном введении аммиака в плодовое тело.

Наконец, у многих грибов содержатся различные азотистые основания, главным образом производные триметиламина. Некоторые из них отличаются своими резко выраженными токсическими свойствами и определяют ядовитость многих форм. Другие — неядовиты.

Из таких оснований можно указать:

Триметиламин $N(CH_3)_3$ — в Tilletia tritici и некоторых других головневых.

Холин $(CH_3)_3 N \langle {}^{OH}_{CH_2} \rangle CH_2OH$ — в Boletus luridus, Helvella, Amanita pantherina

Мускарин $(CH_3)_3 N \langle {}^{OH}_{CH_2} \rangle CHO$ — в Amanita muscaria

Нейрин $(CH_3)_3 N \langle {}^{OH}_{CH} \rangle CH_2$ — в Amanita muscaria

Бетаин $(CH_3)_3 N \langle {}^{O}_{CH_2} \rangle CO$ — в склероциях спорыньи.

В спорынье содержится еще ряд азотистых ядовитых веществ: эрготинин ($C_{35}H_{39}N_5O_5$), эрготин, корнутин и некоторые другие. Что касается настоящих алкалоидов, то таких с достоверностью до сих пор не обнаружено, хотя некоторые вещества, как эрготинин, повидимому, могут быть отнесены к этой категории.

Безазотистые продукты. Из базазотистых продуктов на первом месте стоят углеводы и близкие к ним вещества. Из запасных углеводов грибы не содержат крахмала, хотя иногда у них и обнаруживается какое-то синеющее от иода вещество. Так, имеются указания, что при культуре на глюкозе и других углеводах у некоторых грибов (Sterigmatocystis) накопляются вещества, синеющие от J. Они не образуют оформленных тел вроде крахмальных зерен и отлагаются в полости клетки в виде раствора.

В других случаях аналогичные синеющие от иода вещества находятся в клеточных оболочках. Например, у многих аскомицетов и лишайников синеет от иода оболочка сумки, и это является даже диагностическим признаком. Какова истинная химическая природа этих синеющих веществ, с точностью не установлено. Повидимому, они относятся к углеводам. Для оболочек сумок возможно, что это изолисенин — полисахарид, выделенный из лишайника Cetraria. Во всяком случае эти синеющие вещества грибов нельзя отождествлять с крахмалом, хотя по сходству иодной реакции их называют иногда грибным крахмалом, или чаще амилоидом (amylum — крахмал).

С другой стороны, у грибов широко распространен другой полисахарид — гликоген $(C_6H_{10}O_5)_n$. Он отлагается не в виде оформленных телец, а пропитывая протоплазму и придавая ей характерный стекловатый вид. Характерная микро-

скопическая реакция — красно-бурое окрашивание от иода. Гликоген является очень распространенным и характерным запасным веществом, заменяющим в этом смысле крахмал высших растений. Из простых сахаров весьма распространена глюкоза, хотя количественных определений здесь мало. Затем широко распространены у высших базидиальных грибов трегалеза, или микоза ($C_{12}H_{22}O_{11}$) и близкий к углеводам маннит ($C_6H_{14}O_6$). При этом два последние вещества в значительной степени замещают друг друга: там, где много трегалезы, мало маннита, и наоборот. Например, рыжик имеет маннита до 10% от сухого веса и ничтожное количество трегалезы, а груздь содержит до 10% трегалезы и только немного более 1% маннита.[1]

Состав клеточной оболочки. Что касается клеточной оболочки, то о качественном составе ее было уже упомянуто выше (см. стр. 61). Здесь можно отметить только количественную сторону. Как видно из таблицы на стр. 61, общее количество веществ оболочки в плодовых телах высших грибов довольно неодинаково. В состав ее входят, с одной стороны, легко извлекаемые гемицеллюлозы, и с другой — трудно растворимые вещества (эти последние и учтены главным образом в приведенной выше таблице). Из этих трудно растворимых веществ главная масса приходится на долю полисахаридов, повидимому, близких к целлюлозе, а к ним присоединено еще в количестве до 20% и иногда выше азотосодержащее вещество, близкое к хитину насекомых[2]. Все это вместе получило еще со времен де-Бари название грибной клетчатки.

Жиры весьма распространены у грибов, но содержатся обычно в небольших количествах (1—2%, см. таблицу на стр. 61); исключением являются, например, склероции спорыньи (30—35% жира) и так называемые жировые дрожжи (Endomyces vernalis), содержащие около 30% жира и представляющие в этом отношении известный практический интерес как организмы, перерабатывающие углеводы в жиры.

Во время империалистической войны в Германии жировые дрожжи разводились в широком масштабе с целью покрыть острый недостаток в жирах как для питания, так и особенно для технических целей (получение глицерина для взрывчатых веществ). Однако для последних целей их жир оказался не совсем полноценным, так как глицерина в нем содержится сравнительно мало, и значительная часть жирных кислот находится в свободном состоянии. У нас во время гражданской войны делались в небольшом масштабе попытки использовать жир из жировых дрожжей для целей питания (в Ленинграде).

Что касается свойств жиров, то они в большинстве случаев жидки при комнатной t° и отличаются тем, что легко расщепляются с освобождением жирных кислот (особенно в старых высушенных грибах). Нередко жиры грибов содержат фосфор и азот, что объясняется присутствием в них лецитина. Вместе с жирами извлекаются и кристаллизуются из эфирной и бензиновой вытяжки довольно распространенные у грибов холестерин ($C_{27}H_{44}O$), эргостерин ($C_{26}H_{44}O$) и некоторые другие близкие к ним тела.

Органические кислоты. Кроме значительного количества жирных кислот, входящих в состав жиров, грибы содержат еще нередко ряд кислот как в свободном состоянии, так и в виде солей; из них следует специально отметить широко распространенную щавелевую кислоту ($C_2H_4O_2$); встречаются также фумаровая ($C_4H_4O_4$), янтарная ($C_4H_6O_4$), яблочная ($C_4H_6O_5$), лимонная ($C_6H_8O_7$) и др.

Лимонная кислота вырабатывается особенно в процессе брожения некоторыми плесенями (Sterigmatocystis niger и др.). Заслуживает еще специального упоминания гельвелловая кислота — двуосновная кислота состава $C_{12}H_{20}O_7$, которая содержится в сморчках (Hellvella esculenta) и обусловливает их ядовитость в свежем состоянии (выщелачивается горячей водой при варке).

---

[1] По некоторым данным трегалеза при медленном просушивании грибов ферментативно разлагается с образованием маннита. Поэтому содержание того или другого вещества в значительной степени зависит от условий проведения анализа. В свежем материале или обработанном горячей водой (разрушение ферментов) трегалезы оказывается больше, а маннита меньше.

[2] Хитин, гликоген, мочевина считаются типичными для животных организмов. Интересно, что у бесхлорофильных низших растений — грибов — мы также встречаем их.

Смолы и терпены представляют, повидимому, продукты отброса. Смолы или отлагаются в полости клетки, или пропитывают клеточные оболочки, или выделяются наружу. Некоторые из них обусловливают яркую окраску грибов (например, ярко-желтая окраска Pholiota spectabilis). Вообще смолы распространены особенно в плодовых телах трутовиков. Из них Fomes officinalis обязан своим фармацевтическим значением (слабительное и против потов) содержанию ряда смол. Смолы также содержатся в большом количестве в виде мельчайших капелек в млечном соке некоторых грибов, как виды Lactarius, некоторые Russula и др. и обусловливают его жгучий вкус. Терпены и близкие им вещества, повидимому, довольно распространены у грибов, но мало изучены химически. Ими главным образом определяется характерный запах, свойственный тем или иным грибам (Phallus — запах падали; Collybia porrea, Marasmius scorodonius — запах чеснока; Cantharellus aurantiacus — запах перца; Trametes suaveolens — запах аниса и др.).

Пигменты весьма широко распространены у грибов и содержатся в тех или других органах у огромного большинства видов. Однако физиологическое их значение ничтожно; это, повидимому, главным образом продукты отброса. Одни из них принадлежат к смолам, другие имеют иную природу. Пигменты отлагаются подобно смолам или в полости клетки, или пропитывают ее оболочку, или, наконец, выделяются наружу. Более определенной здесь является группа липохромов, близких к каротину или, может быть, скорее к α-ликопину (пигмент зрелых плодов томата). Они отлагаются в клетках всегда в связи с каплями масла и имеют желтый или оранжевый цвет. Эти пигменты нерастворимы в воде, но легко растворимы в спирте, эфире, хлороформе и т. д. Липохромы особенно характерны для большинства ржавчинных грибов. Встречаются также и среди представителей других групп: Pilobolus, Phycomyces — из мукоровых; Polystigma, Peziza scutellata, Leotia lubrica и др. — из сумчатых; Calocera viscosa — из базидиальных. В других случаях желтая или оранжевая окраска зависит от пигментов другой природы. Кроме упомянутого выше Pholiota spectabilis, здесь можно указать еще некоторые виды Hydrophorus, где желтый пигмент пропитывает оболочки и растворим в воде; у Boletus scaber желтый пигмент отлагается в полости клеток (без связи с маслами); растворим в воде. Из одного вида трутовика, близкого к Fomes igniarius, был выделен пигмент, составляющий здесь до 43% сухого веса плодового тела. Пигмент этот, ржаво-желтого цвета, оказался двуосновной кислотой, производной антрацена (состава $C_{18}H_{14}O_4$; в воде нерастворим, с трудом растворяется в хлороформе и кипящем спирту). Из пигментов красного цвета можно отметить пигменты некоторых красных сыроежек и Amanita muscaria, они отлагаются главным образом в оболочках, отчасти растворимы в воде, растворимы в спирту. Пигмент Nectria имеет характер смолы, отлагается в оболочках, растворяется в сероуглероде. Красный пигмент Patellea sanguinea обильно отлагается в полости клеток (не связан с маслом), выделяется также наружу и окрашивает субстрат (древесина), имеет характер кислоты (ксилоэритриновая кислота). К нему близок, повидимому, зеленый пигмент Chlorosplenium aeruginosum, который также окрашивает древесину, но в зеленый цвет (ксилохлориновая кислота).

Из других пигментов следует отметить темнофиолетовые, бурые и черные пигменты (меланины), связанные особенно с клеточными оболочками.

Они являются, повидимому, продуктами окисления и широко распространены в оболочках спор, в наружных слоях покоящихся стадий (склероции и т. п.), плодовых тел и пр. Особенно обильны они у некоторых групп грибов, являясь для них даже диагностическим признаком (Sphaeriales, грибы «черни»).

Ферменты. Так же как у других организмов, ферменты грибов играют исключительно большую роль в их процессах превращения и обмена веществ. Так как эти процессы и вещества весьма разнообразны, то в соответствии с этим весьма разнообразны и ферменты, имеющиеся у грибов.

Обычно ферменты разделяют прежде всего по характеру производимого ими действия. Таким образом, устанавливаются следующие основные группы:

1) Гидролизирующие ферменты, 2) окислительно-восстановительные и примыкающие к ним каталазы, 3) бродильные ферменты. В каждой из этих групп ферменты в свою очередь различаются главным образом по тем веществам, на которые они действуют и отчасти по получающимся при этом продуктам.

Представители всех этих групп ферментов обнаружены у грибов, причем у некоторых видов, особенно у наилучше изученных в этом отношении плесневых грибов, обнаружено большое разнообразие их (более 10 у одного вида). Не вдаваясь в перечисление, укажем только на некоторые ферменты или группы их.

Наиболее широко известны гидролизирующие ферменты, которые производят расщепление органического вещества путем присоединения к нему молекулы воды. Как и многие другие, они обладают обратимым действием, т. е. могут при иных условиях оводнения синтезировать вновь такое же вещество из продуктов его распада, что происходит уже с отнятием у них воды. Из таких ферментов можно указать на следующие:

1) Протеолитические ферменты расщепляют белки до альбумоз, пептонов и аминокислот. Они широко распространены у грибов и обусловливают способность их использовать белки как источник азотистого питания. Присутствие протеолитических ферментов обыкновенно легко обнаруживается по разжижению в культуре питательной желатины (пептонизация ее).

Продукты распада белков от действия протеолитических ферментов в свою очередь распадаются дальше под влиянием других ферментов (дезаминаза, аргиназа и др.). При этом получаются более простые азотистые соединения, в том числе мочевина, которая расщепляется уреазой с образованием аммиака.

К той же группе может быть причислен сычужный фермент, или химаза, вызывающая образование в молоке сгустка казеина. Этот фермент обнаружен у различных грибов, как Polyporus squamosus, Coprinus, Aspergillus oryzae и др. Особенно много его у Pholiota mutabilis (летний опенок). В сыроварении имеются попытки заменить дефицитный сычужный фермент из желудка теленка аналогичными грибными ферментами.

2) Ферменты, гидролизирующие углеводы, или карбогидразы. У грибов как организмов, связанных в своем распространении преимущественно с растительными субстратами с их богатым содержанием углеводов, эти ферменты играют особенно важную роль в углеродистом питании.

В растительных материалах в общем на первом месте по количеству стоят вещества оболочки. Различные составные части их гидролизируются действием различных ферментов, причем конечными продуктами являются простые растворимые сахара (глюкоза и др.), которые и поступают на питание гриба. Здесь в общем можно различать целлюлязы, или цитазы как совокупность ферментов, действующих на неодревесневшую клеточную оболочку, пектиназы, действующие специально на пектиновые вещества и этим вызывающие разъединение клеток (мацерацию), гадромазы, гидролизирующие лигниновые вещества одревесневшей клеточной оболочки. Из других полисахаридов в растениях весьма распространен крахмал, который гидролизуется действием амилазы. Наконец, известны ферменты, которые гидролизуют растворимые биозы и триозы с превращением их в простые монозы (например инвертаза, расщепляющая тростниковый сахар на глюкозу и фруктозу). Все указанные и аналогичные им ферменты очень широко распространены у грибов. Однако при этом можно отметить, что чем сложнее гидролизуемое вещество, тем более ограниченное распространение имеют действующие на них ферменты. Так, например, цитазами в более или менее значительных количествах обладают сравнительно немногие грибы. К таковым относятся, во-первых, трутовики и другие древоразрушающие грибы и довольно значительное число гифомицетов, производящих энергичное разложение целлюлозы в почве (Trichoderma, Stachybotrys, Penicillium и др.). Также обладают, повидимому, хотя и в более слабой степени, этими ферментами многие паразитные грибы, прободающие своими гифами клеточные стенки хозяина.

Еще более ограничены в распространении гадромазы, свойственные в значительных количествах только некоторым древоразрушающим грибам. Интересно, что и среди последних у большинства преобладают целлюлязы, а у некоторых гадромазы. В соответствии с этим первые (Merulius и др.) извлекают из древесины прежде всего целлюлозу, вызывая так называемую деструктивную гниль, а вторые (Trametes pini и др.) извлекают в первую очередь лигниновые вещества, вызывая так называемую коррозионную гниль.

Значительно более распространены амилазы, однако и они отсутствуют, например, у дрожжевых грибов, которые поэтому не могут развиваться на крахмале как источнике углеродистого питания. Также не имеет амилазы Phytophthora infestans. Если тем не менее она нормально развивается в клубнях картофеля, особенно богатых крахмалом, то это объясняется тем, что гриб стимулирует активность амилазы картофельного клубня и использует получившиеся продукты гидролиза крахмала (Сухоруков и др., 1938).

Наконец, такие ферменты, как инвертаза, имеются у огромного большинства грибов, и, повидимому, отсутствуют только у немногих отдельных видов. Инвертаза отсутствует, например, у Mucor circinelloides, Dematium pullulans, некоторых Ustilago (в сапрофитной культуре), а из дрожжевых грибов у Willia membranefaciens. Также очень слабо выражена она у некоторых гименомицетов. Поэтому для указанных грибов тростниковый сахар является мало подходящим источником углеродистого питания.

3) Ферменты, гидролизующие жиры, или липазы, также очень широко распространены у грибов.

Не останавливаясь на очень важных, но менее специфичных для грибов **окси-редуктазах** (окислительно-восстановительных ферментах), укажем еще на бродильные ферменты, или зимазы. Из них наилучше изучены зимазы спиртового брожения, оказавшиеся совокупностью разных ферментов, проводящих каждый свою долю реакции. Такие зимазы особенно распространены у многих дрожжевых грибов, почему последние и используются преимущественно для проведения спиртового брожения. Однако, кроме дрожжей, эти ферменты содержатся также и у других грибов, как некоторые мукоровые, Monilia и др. Повидимому, при соответственных условиях культуры (окислительно восстановительных условий среды) они могут вырабатываться не малым числом грибов, которые поэтому также могут вызывать спиртовое брожение, хотя и менее продуктивное, чем дрожжи.

О витаминах и гормонах у грибов будет сказано ниже, в главе VIII (стр. 72).

ЛИТЕРАТУРА

Barger, 1931. Ergot an ergotism, London.

Borkinshaw, 1937. Biochemistry of the lower fungi. Biolog. Rev., v. 12.

Chraszcz und Tinkow, 1928. Die Stärkebildung bei den Schimmelpilzen. Biochem. Zeitschr., B. 207.

Иванов и Цветкова, 1936. Новые достижения по биохимии грибов. Успехи биологической химии, вып. 12.

Иванов Н. Н., 1928. Образование и превращение мочевины в грибах. Мат. по микологии и фитопатологии, т. 7.

Zellner, 1907. Chemie der höheren Pilze.

Zopf, 1900. Die Pilze.

Рождественский Н. А., 1927. Спорынья. Мат. по микологии и фитопатологии, т. VI, 1.

Сухоруков, Клинг и Овчаров, 1938. Воздействие Phytophthora infestans на ферменты пораженного растения. Докл. Академии наук СССР.

Ячевский А. А., 1933. Основы микологии.

Глава VII

ПИТАНИЕ ГРИБОВ. АССИМИЛЯЦИЯ И ДИССИМИЛЯЦИЯ

Монофаги и полифаги. Как бесхлорофилльные организмы грибы могут покрывать свою потребность в углероде только за счет органических веществ. Что же касается других необходимых элементов, в том числе и азота, то они в большинстве случаев могут потребляться как из органических, так и из неорганических соединений. В подробностях питание разных грибов весьма разнообразно. Здесь прежде всего можно отличить узко специализированные формы, так называемые монофаги, которые приспособлены к некоторому очень ограниченному кругу источников питания, иногда мало пригодному для большинства других форм, и всеядные грибы, или полифаги, обладающие широким диапазоном приспособления к различным источникам питания. К монофагам нужно причислить прежде всего узко специализированных паразитов. Хотя собственно физиология питания их почти не изучена, но самый факт специализации на определенных растениях-хозяевах говорит в пользу их большой требовательности к источникам питания. Сюда же к монофагам, может быть, можно отнести и некоторые сапрофитные, например, некоторые бродильные грибы с узко ограниченными биохимическими функциями, а также, возможно, некоторые гименомицеты, если они приурочены в природе к определенным субстратам. Большинство же сапрофитов принадлежит к более или менее широким полифагам, хотя, конечно, и здесь широта приспособляемости оказывается не беспредельной и различной для разных форм. Если для монофагов трудно выявить какие-нибудь общие схемы питания ввиду их узкой специализации, совершенно разной для разных видов, то для полифагов такие попытки имеются. Однако нужно иметь в виду, что неоднократно дававшиеся шкалы питательности различных соединений имеют в общем очень относительное значение не только потому, что они не могут быть распространены на все виды, а главным образом потому, что даже для одного и того же гриба данное вещество может иметь очень неодинаковое питательное значение в зависимости от ряда условий, как температура, реакция среды, наличие в ней других источников питания и т. д. Тем не менее за этими оговорками намечаются некоторые общие закономерности.

Углеродистое питание. Основным здесь является то, что большинство грибов всего лучше усваивает углерод в виде глюкозы или других близких к ней по атомному расположению простых сахаров (например фруктоза). В связи с этим и питательное достоинство многих других органических соединений зависит, с одной стороны, от большей или меньшей легкости превращения его в глюкозу и близкие вещества, а с другой, — от наличия у гриба ферментов, способных производить это превращение. Например, тростниковый сахар большей частью служит прекрасным источником углеродистого питания, но некоторые виды Torula и Mycoderma, а также некоторые высшие гименомицеты бедны инвертазой, и тросниковый сахар является для них мало пригодным. Полисахариды также при усвоении должны расщепиться на простые сахара. Крахмал может быть использован очень многими грибами (имеющими амилазу), но далеко не всеми. Например, он не пригоден для большинства дрожжей. Целлюлоза используется уже значительно более ограниченным кругом видов (вырабатывающих цитазы). Сюда относятся в первую очередь так называемые древесные грибы, как домовый гриб и многие другие, а с другой стороны, многие плесневые, как виды Penicillium, Aspergillus, Fusarium и др. Наоборот, также очень широко распространенные мукоровые грибы не могут использовать целлюлозы (не вырабатывают цитазы). Шестиатомные спирты, как маннит, сорбит, эритрит, близкие по атомному расположению к глюкозе, в большинстве случаев являются такими же хорошими источниками питания; наоборот, дульцит, с иным расположением атомов, усваивается плохо. На этом же — легкости перехода к глюкозе — основано хорошее питательное значение хинной кислоты и глицерина. Из жирных кислот хорошее питательное значение имеют некоторые высшие многоатомные кислоты, особенно оксикислоты, как яблочная, винная,

лимонная. Наоборот, низшие кислоты, как щавелевая, уксусная и муравьиная, представляют большей частью плохие источники углерода. То же можно сказать относительно низших спиртов, этилового и особенно метилового. Наряду с этим благодаря широкой способности приспособления некоторые грибы могут хорошо использовать и такие источники углеродистого питания, которые для большинства считаются плохими или совсем негодными. Например, для дрожжевидной Mycoderma aceti лучшими источниками углерода являются этиловый спирт и уксусная кислота. Далее, некоторые могут использовать в качестве источника питания роговые вещества; таковы, например, виды Onygena, в естественных условиях растущие на рогах, копытах или птичьих перьях. Наконец, некоторые грибы могут питаться даже такими трудно расщепляемыми веществами, как парафин (Aspergillus flavus, Таусон, 1926) и воск (Sterigmatocystis niger, Курсанов и Цешинская, 1923, Таусон, 1932). Однако на глюкозе и других обычных источниках питания их рост идет несравненно лучше.

Кроме безазотистых органических соединений, источниками углерода для грибов могут быть и азотистые, как белки, пептоны и аминокислоты. Однако такое питание, как правило, значительно уступает питанию на счет углеводов и других безазотистых веществ. Только немногие грибы нормально развиваются на таких белковых средах, как кератин рога (см. выше, Onygena). Еще более ограничено значение аминокислот как источника углеродистого питания для грибов.

Азотистое питание. Источниками азотистого питания для грибов могут служить как органические соединения (белки, пептоны, аминокислоты и др.), так и неорганические (соли аммония, нитраты, нитриты); для немногих указывается также усвоение элементарного азота. В общем наиболее универсальным источником азотистого питания можно считать соли аммония; они очень хорошо проникают в клетки и там идут на построение аминокислот, из которых слагается белковая молекула. Поэтому можно думать, что питательное значение других, особенно органических азотистых соединений, определяется в известной мере легкостью отщепления от них аммиака.

С другой стороны, аммоний как источник азотистого питания представляет известные опасности. С ними приходится прежде всего считаться при питании гриба белковыми и другими азотистыми органическими соединениями как совместным источником углерода и азота. В этом случае из белка усваивается значительно больше углерода, а остающийся неиспользованным азот отщепляется в виде аммиака, который, скопляясь в свободном виде, резко подщелачивает среду, что вредно отражается на развитии многих грибов. У некоторых плесневых грибов, как Aspergillus и Citromyces, параллельно с таким питанием происходит значительное выделение органических кислот (щавелевой и др.), которые и связывают освобождающийся аммиак. Поэтому реакция среды в этом случае мало изменяется. У других плесеней, как Penicillium и Mucor, где кислотообразование выражено слабо, дальнейшее использование белка скоро замедляется вследствие сильного подщелочения среды. Вследствие этого исключительно белковая среда для грибов первой группы оказывается более приемлемой, чем для второй (Буткевич, 1916). Эта опасность значительного подщелочения среды уменьшается при наличии особого источника углерода (в виде углеводов и т. п.). При этом белка разлагается значительно меньше, и меньше выделяется аммиака.

Кроме того, аммиак, даже и в связанном состоянии (в виде солей аммония), нередко оказывается вредным для развития гриба, особенно, если он находится в значительном количестве в среде. Быстро поступая оттуда в клетки, он может вызывать их отравление. Поэтому нормально питательные среды для грибов готовятся таким образом, что наряду с особыми источниками углерода (в виде углеводов и т. п.), даваемыми в значительном количестве (5% и выше), в них добавляется только небольшое количество азотистых соединений (около 0,1%).

В общем большинство грибов может использовать различные источники азота как органические, так и неорганические. Исключением является только элементарный азот, усвоение которого указано лишь для немногих форм.

Однако нередко наблюдается предпочтение того или иного источника; впрочем оно является обыкновенно не абсолютным, а, как и в случае углеродистого питания, зависит от общего состава среды, ее реакции и пр.

При усвоении белков происходит протеолиз, т. е. последовательное расщепление их до альбумоз и пептонов, аминокислот и, наконец, аммиака. К этой функции способны очень многие грибы, в том числе обыкновеннейшие плесени (Penicillium, Aspergillus, Mucor и др.), а также многие почвенные грибы. В культуре эта способность легко обнаруживается по разжижению питательной желатины.

Облигатно белковых грибов, т. е. таких, которые могут черпать азот только из белковых соединений, до сих пор не обнаружено. Возможно, что к ним принадлежат некоторые паразиты, как Uredinales и Erysiphales. Неудачи попыток разводить их на искусственных питательных средах, может быть, зависят как раз от того, что не удается подобрать для них подходящего белка, притом в неизмененном виде, как он содержится в живом растении. Примером сапрофита, предпочитающего органическое азотистое питание, может служить Sporodinia grandis. Как другой пример, можно указать один из видов Fusarium, вызывающий заболевание плодов арбуза (мумификацию их) у нас в Нижнем Поволжье. Он не усваивает белков, но хорошо использует пептон, плохо растет на отдельных аминокислотах и аммонии и совершенно не растет на селитре. Как и в других аналогичных случаях, возможно, что одной из причин предпочтения органического азота оказывается то, что при достаточном углеродистом питании он не дает тех сдвигов реакции среды, какие получаются при использовании неорганических источников азота.

Среди этих последних, кроме солей аммония, имеют значение нитриты и особенно нитраты. И те и другие при использовании в клетке, повидимому, восстанавливаются до аммония, что происходит с поглощением энергии. Поэтому казалось бы, что нитриты и нитраты должны быть худшими источниками азотистого питания, чем аммонийные соли. Однако практически, особенно при достаточном углеродистом питании, это часто бывает не так, и нитраты оказываются предпочтительнее перед солями аммония. Это объясняется тем, что первые гораздо лучше уравновешиваются в клетке, восстанавливаясь постепенно, по мере дальнейшего потребления, и не дают поэтому тех отравлений, которые бывают иногда от солей аммония.

Сравнительное значение нитратов и аммонийных солей определяется еще тем, что первые принадлежат к так называемым физиологически щелочным солям, а вторые — к физиологически кислым. Из нитрата усваивается главным образом кислотный ион (анион), содержащий азот, а основной ион (катион) остается мало использованным, и в результате среда подщелачивается. У аммонийных солей, наоборот, используется главным образом катион в виде аммонийной группы, а анион используется мало, в результате чего среда подкисляется.

В зависимости от начальной реакции среды, от отношений гриба к кислотности или щелочности, от собственного кислотообразования грибом и т. п. в одних случаях может оказаться более подходящей физиологически кислая соль (соль аммония), а в других — физиологически щелочная (нитрат) или, наконец, физиологически нейтральная, как NH_4NO_3, где более или менее одинаково усваиваются и катион, и анион.

Усвоение элементарного азота (при органическом углеродистом питании) установлено с достаточной точностью у немногих грибов. Таковы особенно некоторые виды рода Phoma, как Ph. betae (паразит свеклы) и ряд видов, изолированных из микоризы вересковых и брусничных (Ph. callunae, Ph. radicis oxycocci и др.). Такая же способность приписывается и некоторым другим микоризным грибам. Однако в последних случаях определено очень незначительное количество прибыли азота (например 1 *мг* по расчету на 100 *мг* сухого веса мицелия у грибов из некоторых орхидных, по Wulff, 1933). Конечно, это слишком ничтожное количество, чтобы покрыть действительную потребность в азоте, которого содержится в мицелии около 8%. Многие полагают, что и эта прибыль является результатом методических ошибок в опыте (Burgeff).

Зольное питание. Кроме углерода и азота (а также водорода и кислорода, получаемых главным образом из воды), в состав грибов входит постоянно еще ряд элементов: K, Mg, Ca, P, S, Fe и др. В клетке они могут находиться как в виде минеральных солей, так и входить в состав органических веществ, но при сжигании остаются в золе и поэтому называются зольными элементами. Источником их получения для гриба являются главным образом минеральные соли, а также продукты распада тех органических веществ, которые их содержат. Безусловно необходимыми зольными элементами являются из металлов K и Mg и из металлоидов S и P. Также необходимы Fe, Zn и Mn, хотя и в ничтожных количествах. Они имеют не только каталитическое действие как стимуляторы роста, но и по существу, так как при полном отсутствии их развития гриба не происходит. Для плесневых грибов (Aspergillus), вообще наилучше изученных в отношении питания, установлено как оптимум для их развития следующее содержание в среде этих элементов: Fe — 0,2, Zn — 0,14, Mn — 0,03 *мг* на 1 литр. Однако ясно действуют и более низкие дозы, например 0,001 *мг* цинка в 1 литре среды повышает урожай Aspergillus на 92% против контроля. Интересно, что Ca, столь важный для высших растений, для грибов оказывается не нужным, по крайней мере в значительных количествах, так же как и многие другие элементы, обнаруживаемые нередко в их золе (Al, Si и др.).

Диссимиляция у грибов. Результатом питания является построение из веществ, находящихся в окружающей среде, новых веществ, слагающих тело гриба. Этому процессу, называемому ассимиляцией, противопоставляется процесс разрушения веществ в результате жизнедеятельности, который может быть назван диссимиляцией. В результате его освобождается энергия, потребляемая грибом на процессы роста, ассимиляции и т. д., а также выделяемая наружу. Практически между ассимиляцией и диссимиляцией не всегда возможно провести резкую границу, так как одновременно с ассимиляцией какого-нибудь вещества часто еще в большей степени происходит и диссимиляция его.

Кислородное дыхание. Важнейшим типом диссимиляции у грибов, как и у других организмов, является нормальное кислородное дыхание, при котором органические вещества окисляются до конца (до H_2O и CO_2) с выделением всего количества заключенной в них энергии. В зависимости от окружающих условий один и тот же гриб может окислять в процессе дыхания весьма разнообразные органические вещества как безазотистые, так и азотистые. Для огромного большинства наилучшим дыхательным материалом являются углеводы (отсюда необходимость в первую очередь обеспечить их достаточное содержание в среде). Энергия дыхания грибов, которую, как и в других случаях, удобно измерять по количеству выделенной CO_2, оказывается нередко весьма значительной, хотя конечно она весьма меняется в зависимости от возраста гриба и от ряда внешних условий: от температуры, характера дыхательного материала, других составных частей среды и т. д. При оптимальных условиях здесь получены даже цифры, рекордные для растений (а может быть и для животных). Например Sterigmatocystis niger при культуре на хинной кислоте может выделить за 24 часа количество CO_2, в 3,5 раза превышающее собственный сухой вес (Костычев, 1904) [1].

Эта высокая энергия дыхания у грибов объясняется, с одной стороны, тем, что в них сравнительно мало содержится баластных материалов в виде веществ оболочки или просто мертвых клеток, которые повышают общий вес, не принимая на самом деле никакого участия в дыхании, а с другой стороны тем, что подготовительные стадии диссимиляционного процесса в виде гидролитического расщепления полисахаридов и других продуктов производятся выделяемыми ферментами не только в самых клетках, но и вне их в окружающей мицелий среде. Освобождающиеся при таком интенсивном дыхании большие количества энергии не только покрывают всю потребность в ней со стороны гриба, но и выделяются в значительных количествах в виде тепла, что можно заметить или по

[1] Человек выделяет за сутки 1,5% своего живого веса в виде CO_2, или около 4%, если вести расчет на сухое вещество его тела.

повышению температуры среды, или по нагреванию более массивных частей самого гриба (например плодовых тел).

Окислительные брожения. Наряду с нормальным кислородным дыханием многие грибы могут черпать энергию из неполного окисления органического материала, — процессов, которые нередко называются окислительными брожениями. Наиболее известным типом их может служить образование щавелевой кислоты в результате такого неполного окисления дыхательных материалов (как безазотистых, так и азотистых). Это явление широко распространено у самых различных грибов, например мукоровых, Aspergillaceae (особенно у Sterigmatocystis niger), высших базидиальных (например Merulius) и мн. др. Связываясь с солями кальция, щавелевая кислота дает кристаллы оксалата иногда в самых клетках, но преимущественно на их поверхности и в окружающей среде (например, в культурах Sterigmatocystis). Близко к щавелевому стоит так называемое лимонно-кислое брожение, свойственное особенно представителям родов Citromyces (близкий к Penicillium) и Sterigmatocystis, но при подходящих условиях производимое и некоторыми другими грибами.

Согласно исследованиям Кузнецова (1932), направление диссимиляционного процесса с образованием тех или других кислот или полным отсутствием их определяется прежде всего характером среды, именно ее окислительно-восстановительным потенциалом, что в свою очередь зависит от ее состава и реакции. Так, у Sterigmatocystis niger при менее восстановительном состоянии образуется щавелевая кислота, а при более восстановительном (rH=17 и ниже) — лимонная кислота, а при еще более восстановительном (rH=12,8—14) получается уже более восстановленное соединение — этиловый спирт. Наоборот, при достаточно окислительном состоянии среды происходит сжигание органического материала до конца, т. е. до образования CO_2 и H_2O.

Указанная способность кислотообразования наряду со своим прямым физиологическим смыслом (освобождение энергии) имеет для ряда форм, повидимому, немаловажное биологическое значение как средство борьбы с конкурентами, а для некоторых паразитических форм, повидимому, и как средство воздействия на живые ткани пораженного растения.

К диссимиляционным процессам принадлежат, наконец, и настоящие брожения, с важнейшим из них — спиртовым брожением. Не вдаваясь в подробности этого процесса, отметим здесь только, что способность вызывать спиртовое брожение свойственна не только многим дрожжам (представители сем. Saccharomycetaceae) и близким к ним по внешности так называемым дрожжевидным организмам (виды Torula, Monilia и др.), но и многим другим. Особенно известны в этом отношении мукоровые. Среди них находятся как энергичные бродители, вроде тропических Mucor Rouxii, Mucor javanicus, отчасти нашего Mucor racemosus, так и такие, которые образуют только ничтожные количества спирта (Mucor mucedo, Rhizopus nigricans). Интересно, что некоторые интенсивно бродящие формы мукоровых при погружении в сахаристую жидкость и недостатке кислорода изменяют характер своего мицелия, превращаясь в почкующиеся дрожжевидные клетки. Известная, хотя и слабая способность образовать спирт из сахара присуща, повидимому, немалому количеству и других грибов из различных групп.

В результате диссимиляционных процессов выделяется не только тепло, но иногда и свет. Свечение констатировано у сравнительно немногих форм, главным образом из гименомицетов (опенок — Armillaria mellea, виды Panus, Pleurotus, некоторые Collybia, Clitocybe); из сумчатых грибов оно иногда наблюдается у Xylaria hypoxylon. Светятся главным образом плодовые тела, особенно гименофоры, где происходит наиболее энергичное дыхание; в других случаях, как у опенка, свечение констатировано только для мицелия и ризоморф. Свечение происходит только при доступе кислорода и в определенных пределах температуры (от 3—5° до 40°, optimum около 10—15°). При действии анестезирующих веществ оно прекращается. Однако по аналогии с другими светящимися организмами (моллюски, насекомые, бактерии) можно предположить, что свечение и у грибов не связано неразрывно с их жизнедеятель-

ностью и может быть получено in vitro (здесь предполагается окисление особого растворимого вещества — люциферина при посредстве фермента люциферазы). Часто наблюдаемое у нас свечение древесных гнилушек или опавшей листвы вызывается главным образом развивающимся в этих субстратах мицелием опенка.

Зависимость диссимиляции от окисления. Явления диссимиляции, сводящиеся так или иначе к окислению, не могут не зависеть от содержания кислорода в среде. Всего теснее эта зависимость у нормального кислородного дыхания, однако и здесь оно может происходить при пониженном содержании кислорода. В случае неполных окислений эта зависимость ослабевает и делается даже иногда обратной: при понижении наружного давления O_2 и вообще при создании более восстановительных условий образование кислот не уменьшается, а даже увеличивается (см. стр. 71). Что касается, наконец, спиртового брожения, вызываемого дрожжами, то оно одинаково происходит как в кислородной, так и в бескислородной среде. Кажущимся исключением является спиртовое брожение некоторых мукоровых (Mucor mucedo и др.), быстро прекращающееся в отсутствии кислорода, но по существу дело заключается здесь просто в подавлении развития этих грибов в бескислородных условиях.

ЛИТЕРАТУРА.

Буткевич В. С., 1916. Аммиак как продукт превращения белковых веществ плесневыми грибами и условия его образования. Сборн. им. Тимирязева.

Duggar and Davis, 1916. Studies in the physiology of fungi. I Nitrogen fixation. Ann. Missuri Bot. Gard., v. 3.

Kostytschew S. P., 1904. Über die normale und anaerobe Atmung bei Abwesenheit von Zucker. Jahrb. f. wiss. Bot., 40.

Кузнецов С. И., 1932. Сдвиги окислит. восстановит. процессов у Asp. niger в связи с изменениями потенциала среды. Микробиология, I, N 1.

Курсанов и Цешинская, 1926. О разрушении сотов грибком Aspergillus niger. Пчеловодное дело.

Lafar F., 1904—1907. Handbuch der technischen Mycologie, B. 1, 3 и 4.

Таусон В. О., 1932. Разрушение микроорганизмами химически устойчивых соединений. Микробиология, I, N 1.

Tausson, 1928. Über die Oxydation der Wachse durch Microorganismen. Biochem. Zeit., 193.

Ternetz Ch., 1907. Über die Assimilatin des atmosphaer. Sticktoffs durch Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot., B. 44.

Wolff H., 1927. Zur Physiologie der Wurzelpilze von Neottia nidus avis und einiger grünen Orchideen. Jahrb. f. wiss. Bot., B. 66.

Wolff H., 1933. Zur Assimilation atmosphaer. N durch Wurzelpilze. Jahrb. f. wiss Bot., B. 77.

Частухин, 1929. Исследования по физиологии грибов. Материалы по микологии и фитопатологии, т. 8, вып. 2.

Частухин. 1938. Исследования по физиологии грибов, I. Coniophora и Merulius. Труды Бот. Ин-та Акад. наук Экспериментальная ботаника, вып. 3.

Глава VIII

ОБЩИЕ УСЛОВИЯ ЖИЗНИ ГРИБОВ. ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ

Кроме наличия питательных веществ, разобранных в предыдущей главе, развитие грибов определяется еще целым рядом факторов. Из них следует специально рассмотреть следующие:

1) Гормоны, биос и витамины; 2) совместная культура с другими микроорганизмами; 3) влажность, 4) кислород; 5) температура; 6) свет и другие радиации; 7) ядовитые вещества; 8) механические воздействия.

Гормоны, биос и витамины. Эти вещества широко распространены в растительных тканях и являются, вероятно, частой причиной того явления, что рост и развитие грибов на экстрактах растительных материалов нередко происходит значительно лучше, чем на синтетических средах, особенно если последние при-

готовлены из химически чистых веществ. Гормоны известны главным образом для животных организмов: для растений важнейшее значение имеют гормоны роста, или ауксины, обусловливающие у них явления роста и тропических изгибов. В последнее время выяснена и химическая природа ауксинов. Один из них, ауксин *а*, получается из мочи человека и имеет состав $C_{18} H_{32}O_5$, а другой ауксин *в*, добывается из растительных продуктов (кукурузное масло, солод, и др.) и имеет близкий состав: $C_{18} H_{30} O_4$. По действию близок к ним, но отличается по химической природе гетероауксин (β — индолилуксусная кислота, $C_{10}H_9 O_2N$). Он вырабатывается преимущественно животными и выделен из мочи человека, но может также образоваться и в растениях, в том числе и в грибах, например в Steragmatocystis niger при питании его органическим азотом или в дрожжах. Физиологическое значение указанных ростовых веществ для грибов остается мало выясненным. Также мало имеется данных относительно влияния на них более типичных животных гормонов. Впрочем, Имшенецкий показал, что тиреоидин стимулирует копуляцию и прорастание спор у Saccharomycodes Ludwigii и почкование клеток у Mucor Guilliermondii. Значительно больше известно о значении для грибов веществ группы б и о с а. Они распространены преимущественно в растительных тканях, хотя встречаются и в животных; например, особенно богат ими желток куриного яйца. В последнее время Кеглем (1937) выяснена и химическая природа биоса. Он оказался смесью трех веществ сходного физиологического действия. Из них главнейшее, биос II, или биотин, имеет состав $C_{11}H_{18}O_3N_2$. Вещества биоса растворимы в воде и не разрушаются при кипячении и стерилизации. Поэтому они легко переходят в водные экстракты растительных тканей. Многие грибы, повидимому, лишены способности сами вырабатывать биос; к их числу относятся, например, пивные дрожжи, плохо развивающиеся на чисто синтетических средах и очень хорошо — при добавлении растительных водных вытяжек (вытяжка из зерен злаков, солода и пр.). С другой стороны, другие грибы сами вырабатывают вещества типа биоса: к ним относятся, например, Rhizopus suinus и Absidia ramosa, вырабатывающие ризопин, имеющий действие, сходное с биосом, но по химической природе близкий к гетероауксину. Действие на грибы биоса и близких к нему веществ выражается в резком стимулировании роста и размножения, причем это сказывается уже при крайне низких концентрациях действующего вещества. Понятно, что указанным образом реагируют те грибы, которые сами не вырабатывают биоса. Как пример такой реакции можно привести данные Шопфера относительно Phycomyces blakesleanus. Сравнение развития его на химически чистой и технической мальтозе (получаемой из солода и содержащей биос) показало на последней увеличение веса мицелия в 10 раз против чистой мальтозы, а зиготообразования — с 0 до 750. Аналогичные результаты были получены от прибавления экстракта зародышей пшеницы.

Действие, сходное с биосом, оказывает также анейрин, или витамин B_1 Это вещество по своему распространению преимущественно в растительных тканях и по химической природе близко к биотину (оба принадлежат к серосодержащим аминам; состав биотина — $C_{11}H_{12}O_3N_2S$, состав анейрина — $C_{12}H_{20}O_2N_4S$).

Обычные источники получения того и другого из растительных продуктов — водные вытяжки дрожжей и оболочек зерен злаков (отруби). Из получаемой смеси анейрин может быть отделен от биотина благодаря своим свойствам нерастворимости в серном эфире и растворимости в 88% этиловом спирте.

По изучению действия анейрина на грибы имеется уже значительный материал, главным образом в работах Шопфера и др., при чем, особенно в более ранних работах, действие анейрина не диференцируется от действия биотина. Из более новых работ можно указать на исследования Шопфера (1936—37 г). В них чистые кристаллические препараты анейрина вызывали очень резкую стимуляцию развития Phycomyces, Ustilago violacea. Особенно интересны в этом направлении работы Фриза (1938). Он исследовал довольно

много грибов главным образом из древоразрушителей и почти у всех констатировал резкую стимуляцию от анейрина. В низких концентрациях (несколько миллионных *мг* анейрина на 25 *см*³ питательной жидкости) увеличение прироста мицелия оказывается приблизительно пропорциональным содержанию анейрина и определяется у разных грибов коэфициентом, равным от одного до трех миллионов (отношение веса прироста мицелия к весу анейрина).

Так же, как и вытяжки растительных тканей, могут действовать на грибы вытяжки почвенного гумуса, который, вероятно, содержит вещества группы биоса, происходящие из растительных остатков или из почвенных грибов и бактерий.

Можно думать, что отношение к биосу имеет большое значение в жизни и распространении грибов. Споры их, подобно семенам высших растений, повидимому, содержат некоторое количество биоса. Поэтому прорастание их и первые стадии развития мицелия обычно не зависят от присутствия этих веществ. Но затем у тех видов, которые лишены способности сами синтезировать биос, развитие может остановиться от своеобразного биосного голода, если они останутся в среде, лишенной готового биоса. Это может ограничивать их распространение в природе. Также, вероятно, отношением к биосу может быть объяснено наблюдаемое нередко, особенно у шляпных базидиомицетов, явление, что споры их гораздо легче прорастают в куче, чем изолированные по одной (например это очень типично для шампиньона). Вероятно, каждая из них имеет слишком мало биоса, а скученные, они обогащают среду этим фактором и делают ее пригодной для прорастания хотя бы некоторых спор. С другой стороны, тот же шампиньон, развиваясь далее в унавоженном субстрате, накопляет в себе биос, так что куски его плодового тела или отвар его также стимулируют прорастание спор. Такое же действие оказывают и отвары плодовых тел или мицелия других видов грибов.

Burgeff (1934) указывает на значение биоса для некоторых паразитных грибов, как Chaetocladium и Parasitella, которые не растут на синтетической среде, но развиваются, если прибавить к ним биоса (в виде вытяжек дрожжей и т. п.).

Возможно, что биос имеет также известное значение в образовании микориз (см. стр. 106). Наконец, в последнее время Сухоруковым выставляется положение, что содержание биоса может быть причиной стойкости некоторых растений по отношению к паразитным грибам, требующим большего содержания биоса, чем они могут найти в данном виде или сорте (по мнению Сухорукова, этим можно объяснить относительную стойкость некоторых сортов моркови к Sclerotinia или плодов арбуза — к Fusarium).

С биосом часто сближаются в и т а м и н ы. Эти вещества в основном растительного происхождения и широко распространены у растений. Содержатся они и в грибах. Однако значение этих веществ для растительного организма, в противоположность тому, что известно для животных, выяснено очень мало. Исключением здесь, кроме выше указанного анейрина (витамин B_1) является также аскорбиновая кислота (витамин С). Относительно ее установлено, что она имеет большое значение в окислительно-восстановительных процессах у высших растений. Вероятно такова же ее роль и у грибов.

Совместная культура с другими микроорганизмами. При совместном выращивании различных грибов или грибов и бактерий между ними наблюдаются различные взаимоотношения. В одних комбинациях они не оказывают друг на друга заметного воздействия, в других — наблюдается стимуляция развития одного компонента в присутствии другого, в третьих — имеет место подавление или антагонизм между ними. Специальный интерес представляют два последних случая. Как примеры с т и м у л я ц и и можно привести следующие.

Ascobolus в чистой культуре очень медленно и необильно образует апотеции, но в присутствии некоторых бактерий это происходит быстро и обильно (Molliard, 1903). Образование клейстокарпиев у Aspergillus стимулируется в присутствии Bacillus mesentericus и подавляется в чистой культуре (Sartory, 1916). Thielavia basicola в чистой культуре не дает клейстокарпиев, но образует

их в присутствии других грибов, как Cladosporium (Mac Cormick, 1925). Загрязнение культуры Phycomyces обычным плесневым грибом, Penicillium, стимулирует образование спорангиев у первого (Schopfer, 1932). Что касается причин указанных и других им подобных явлений, то возможно, что в разных случаях они не совсем одинаковы. В общем можно думать, что дело сводится здесь к изменениям в составе среды или ее реакции, вызываемым другим организмом, а также к выделению им веществ типа биоса. Последнее особенно вероятно для приведенного выше примера о действии Penicillium на Phycomyces. В этом случае Penicillium, хорошо развивающийся на чистой синтетической среде, очевидно способен синтезировать биос, а Phycomyces лишен этой способности.

В качестве примеров антагонизма между грибами можно привести отношение мицелия Sclerotinia trifolii к мицелию мукоровых. При встрече их гиф концы гиф Sclerotinia останавливаются временно в росте, вздуваются и образуют затем многочисленные тонкие ветви, которые оплетают гифы мукора и быстро убивают их своими выделениями. Таким образом, Sclerotinia вытесняет мукор. Наоборот, при встрече ее с Penicillium или Aspergillus, она сама вытесняется последними (Reinhardt, 1892). Гифы обычного почвенного гифомицета, Trichoderma lignorum, вызывают отмирание субстратного мицелия Rhizoctonia solani, причем они даже не приходят с ними в непосредственное соприкосновение, а действуют на расстоянии своими выделениями. Аналогичное действие оказывают и вытяжки из Rhizoctonia (Wendling, 1932). Такой же антагонизм наблюдается иногда и между паразитными грибами, например между Monilia fructigena и Botrytis allii или Botrytis cinerea на яблоках. Аналогичные явления имеют место между грибами и некоторыми почвенными бактериями. При этом бактерии вызывают или только угнетение гриба, или оказывают на него литическое действие, уничтожая мицелий до полного исчезновения. Такие явления лизиса, вызываемого бактериями, наблюдались и по отношению к паразитным грибам, например Ustilago zeae или виды Fusarium (Худяков, 1935).

Явления стимуляции и особенно антагонизма несомненно имеют немалое значение для жизни грибов в природных условиях, где они развиваются не в изоляции чистых культур, а в смеси с другими микроорганизмами. Явлениями антагонизма объясняется, например, распространение Pyronema confluens, которая в природе встречается на почве на месте бывших костров, где действием жара были убиты почвенные бактерии. Также и в культуре этот гриб хорошо развивается на стерилизованной почве и не растет на нестерилизованной. Содержащиеся в последней бактерии (из бесспоровых палочек) являются антагонистами для Pyronema (Новогрудский, 1936). Такое же значение имеют бактерии по отношению к некоторым видам Fusarium или Trichoderma и к таким почвенным паразитам, как Rhizoctonia или Pythium. Все это дает известные перспективы даже для практического применения антагонистов для борьбы с почвенными паразитами из грибов (Новогрудский, 1936).

Влажность. Наличие капельно-жидкой воды представляется необходимым условием существования всех грибов, как и других организмов. Однако количественная сторона здесь в разных случаях может быть не одинаковой как для разных видов, так и для разных органов одного и того же гриба. В общем можно сказать, что потребность в воде для мицелия гораздо выше, чем для органов спороношения. Мицелий некоторых форм нормально развивается при полном погружении в водный раствор соответствующих веществ или в толще вполне пропитанного водою субстрата (водные грибы, дрожжи и некоторые другие), однако чаще в таких условиях происходит все-таки известное подавление развития. Много числовых данных в этом направлении имеется, например, относительно грибов-разрушителей древесины, optimum развития которых лежит при некотором неполном насыщении ее водою, а при полном насыщении многие из них здесь совсем не могут развиваться. Аналогичное явление наблюдается как в природе, так и в искусственных культурах при выращивании разных грибов на каком-нибудь вполне пропитанном водою субстрате. Мицелий их в этих условиях обычно очень слабо развит или даже вполне отсутствует в толще

субстрата и стелется главным образом по его поверхности. Причина всех этих явлений заключается по существу не в излишнем содержании воды, а в недостатке кислорода в таком субстрате[1]. Конечно, и чересчур большой недостаток воды в субстрате останавливает рост. Допустимый minimum различен для разных грибов, например для Merulius lacrymans он составляет 22% воды от веса сухой древесины. Весьма низкий minimum влажности древесины, допустимый для Merulius и некоторых других древоразрушающих грибов, объясняется использованием и той воды, которая образуется при дыхании. В результате этого при замедленном испарении влажность древесины может даже возрастать по мере развития на ней гриба (Миллер, 1932). Аналогичное явление, может быть, имеет место и в других случаях развития грибов на сравнительно сухих субстратах. Однако в общем можно сказать, что грибы требуют значительной влажности субстрата; величина ее сильно зависит, конечно, от характера его, пористости, гигроскопичности и т. д. (физиологическая сухость и влажность субстрата), и обычно она значительно выше minimum'а, допустимого для Merulius на древесине. Даже другие грибы-разрушители древесины требуют значительно большей влажности ее для своего развития; например Poria vaporaria — около 35%, а Coniophora cerebella — еще выше.

При развитии гриба на растворах питательных и иных веществ недостаток воды равнозначен повышению концентрации, а это при больших дозах влечет за собой плазмолиз и остановку роста. Однако грибы большей частью обладают способностью довольно быстро приспособляться к такой повышенной концентрации, повышая осмотическое давление в своих клетках, и некоторые растут при весьма высоких значениях ее. Например, для глюкозы верхний предел допустимой концентрации: у Mucor racemosus — 25%; у Penicillium glaucum — 51%; Sterigmatocystis niger — 73%; Botrytis cinerea — 55%; Aspergillus repens — 100% [2].

Гораздо более ограничена потребность в воде для органов спороношения. Лишь у некоторых форм они могут образоваться в жидкости (у водных грибов и немногих других), обычно же они развиваются только в воздушной среде. Таким образом, влияние воды здесь может быть диференцировано в смысле влажности субстрата, которая определяет соответствующее развитие и состояние мицелия, и влажности окружающей атмосферы. Что касается первого (влажности субстрата), то часто для спорообразования оказывается более благоприятной несколько бо́льшая сухость или повышенная концентрация по сравнению с тем, что является оптимальным для вегетативного роста. Второе, влажность атмосферы, должно быть как правило высоким, так как грибы большею частью не обладают значительными защитными приспособлениями против испарения и мало приспособлены к проведению воды. У многих форм поэтому уже незначительное понижение влажности воздуха (особенно при движении его) заметно подавляет развитие спороношений; во всяком случае при полном насыщении они образуются обильнее (например у большинства плесеней, из паразитов — у многих Peronosporaceae и др.). Однако иногда наблюдается и обратное: повышение спорообразования в более сухой атмосфере. Это имеется, например, у Erysiphaceae, где при 55% относительной влажности образуется в два-три раза больше конидий, чем при 85%. Сходное явление наблюдается у Sporodinia grandis, у которой при высокой влажности воздуха спорангии не развиваются (optimum — около 80%, minimum — 40% относительной влажности). Вероятно, в таких случаях повышенное испарение и поэтому бо́льшая сосущая сила воздушных органов спороношения более обеспечивают им приток питательных веществ. Наконец, имеется небольшое сравнительно число

---

[1] Ввиду указанного при часто практикуемой культуре грибов в пробирках, например, на хлебных зернах, необходимо заботиться о том, чтобы вода была прибавлена в умеренном количестве, чтобы зерна разбухли, но между ними остались заполненные воздухом промежутки. Тогда мицелий проникает в глубину субстрата, в противном же случае он остается только на его поверхности.

[2] Расчет процентов здесь означает число граммов глюкозы на 100 *г* воды.

грибов, приспособленных к ксерофитным условиям существования. Таковы, например, некоторые наземные почвенные грибы пустынных местностей или песчаных дюн (Podaxaceae, Geaster и др.); далее Schizophyllum commune, Lenzites sepiaria и др., часто встречающиеся на мертвой древесине; наконец, сюда же нужно отнести, вероятно, некоторые из грибов, образующих так называемую «чернь» на листьях наших преимущественно кустарников и деревьев. Все такого рода формы хорошо выдерживают высыхание без потери жизнедеятельности и возобновляют свое развитие во время дождливого периода или вообще увлажнения. Рост их, таким образом, происходит не равномерно, а урывками.

Кислород. Среди грибов неизвестно облигатных анаэробов (за исключением некоторых актиномицетов, которые вообще стоят особняком); однако многие могут довольствоваться весьма пониженным содержанием кислорода. При этом допустимые пределы зависят как от видовых особенностей гриба, так и от условий питания (специально углеродистого). К числу наиболее выносливых в указанном отношении относятся дрожжи, однако и они значительно быстрее растут при достаточном доступе кислорода. Обычные плесени (Aspergillus, Penicillium и др.) могут расти на глюкозе при 5—10 *мм* атмосферного давления воздуха и обнаруживают даже некоторый рост в атмосфере чистого азота. Однако при других источниках питания они оказываются более требовательными. Далеко идущее приспособление к малокислородным условиям имеет в ряде случаев значение для некоторых грибов в их природных условиях существования, например, для почвенных грибов в тяжелых влажных почвах или для эндофитных паразитов, которым приходится выдерживать внутри ткани борьбу за кислород с энергично дышащими клетками растения-хозяина. Отсутствие такого приспособления ограничивает распространение некоторых форм. Особенно ясно выступает это у древесных грибов. Так, например, Ceratostomella не развивается в древесине здорового дерева, содержащей много воды и поэтому бедной кислородом. В дереве же с поврежденной корневой системой и уменьшенным благодаря этому содержанием воды Ceratostomella развивается. Непосредственное определение показало, что для таких сапрофитов на мертвой древесине, как Merulius или Coniophora допустимый minimum кислорода соответствует 100 *мм* атмосферного давления, а для паразитов на живом дереве, как Stereum или Trametes, — около 30 *мм* (Bavendamm, 1928).

Температура. Огромное большинство грибов обнаруживает довольно широкую и однообразную в общем амплитуду допустимых температурных условий для роста. Для большинства minimum =1—5°; optimum =20—25°; maximum =30—35°. Лишь немногие имеют несколько более низкий optimum. Таковы, например, некоторые головневые, как Ustilago avenae и Urocystis cepulae, у которых optimum = 10—20°. Однако даже снежная плесень (Fusarium nivale), которая у нас нормально встречается на озимых сейчас же после стаяния снега, имеет optimum роста между 20 и 25° (обильное развитие ее в природе при низкой температуре объясняется ослабленным состоянием растений в это время и, может быть, ослаблением конкуренции с другими паразитами).

Точно так же известно немного форм с повышенными требованиями к температуре. Таков, например, Sterigmatocystis niger, у которого minimum =7—10°, optimum =33—37°, maximum =40—43°. Еще выше они у некоторых плесневых грибов, играющих, по Кону (1888), важную роль в процессах самонагревания сена, хлопка, солода и т. п. Важнейший из них, Aspergillus fumigatus, еще может расти при температуре выше 50°.

В общем можно сказать, что хотя температура и имеет большое влияние на скорость роста и др. физиологические процессы, но исключающего влияния на развитие грибов она большей частью в естественной обстановке не имеет (конечно, сюда не относится зимний период, когда у нас вообще почти приостанавливается растительная жизнь).

Реакция среды. Считается довольно общим правилом, что грибы в противоположность бактериям предпочитают кислую среду. Однако из этого правила есть и исключения. В качестве такового указывают часто на сапролегнии, ко-

торые отмирают даже от 0,005% винной кислоты[1]. Довольно чувствителен к кислотности Ascophanus carneus и, может быть, некоторые другие копрофильные грибы соответственно реакции их естественного субстрата — экскрементов травоядных животных, имеющих обычно щелочную реакцию. Однако большинство грибов действительно лучше развивается в кислой среде, хотя, с другой стороны, здесь часто наблюдается крайне широкая амплитуда приспособления. Например, для Taphrina deformans развитие в сапрофитных условиях возможно между pH=3,3 и pH=9,6 (optimum pH=4,9, Minx, 1924). Botrytis cinerea подавляется в жидкой среде прибавлением мела (pH около 8), но, с другой стороны, имеются данные, указывающие, что его чувствительность к щелочной реакции бывает различной в зависимости от состава субстрата.

Как пример резко кислотолюбивого гриба можно указать Penicillium italicum, паразитирующий на плодах цитрусовых, в том числе на лимонах. Для роста его мицелия на сахаре устанавливаются следующие кардинальные точки pH: minimum — ниже 2,7, optimum — около 3,3, maximum — 6,9 (Курсанов и Алексеева, 1938). С другой стороны, образование спороношений у некоторых грибов происходит иногда в более узких пределах pH. Так, у Mucor hiemalis зиготообразование подавляется уже при подкислении среды до pH=6,8. Для образования перитециев у ряда паразитов травянистых растений указывается как optimum pH между 4,3 и 6,4 (Krause).

Свет и другие виды лучистой энергии. Рост мицелия, как правило, одинаково происходит как в темноте, так и на свету, и только очень сильный свет (прямые солнечные лучи, вольтова дуга) могут действовать убивающе на мицелий. То же происходит нередко и со спорами, особенно теми, которые одеты бесцветными оболочками. Наоборот, споры с темноокрашенными оболочками оказываются значительно более стойкими даже по отношению к сильному освещению. Поэтому темную окраску спор можно рассматривать как защитное приспособление против прямых солнечных лучей, с чем им особенно приходится сталкиваться при распространении посредством токов воздуха (см. ниже стр. 118). Нередко свет даже вызывает пигментацию мицелия или спор. При культуре в темноте они оказываются более бледными, чем на свету.

Что касается органов спороношения, то свет в очень большом числе случаев оказывает весьма заметное действие, как на направление их роста, так и на самое заложение и дальнейшее формирование. При одностороннем освещении наблюдаются положительные фототропические изгибы, особенно резко выраженные у навозных или копрофильных грибов (рис. 68). Так, очень ясную фототропическую реакцию дают спорангиеносцы Pilobolus, Phycomyces и некоторых других мукоровых. Многие Sordariaceae обнаруживают ее, изгибая хоботок своего перитеция, а у Ascobolus аналогичным образом изгибаются самые сумки. Наконец, из шляпных базидиомицетов многие виды Coprinus изгибают в сторону источника света свою ножку.

Во многих случаях отсутствие или недостаток света подавляют самое заложение органов спороношения. Например, в темноте не развиваются спорангиеносцы Pilobolus, плодовые тела некоторых паразитных пиреномицетов, исследованных Krause, плодовые тела многих видов Coprinus и многих других шляпных грибов (Collybia, Lentinus, Hypholoma). Более подробно изученная в указанном отношении Pyronema confluens также при культуре в темноте не дает плодовых тел. Однако оказалось достаточным небольшого освещения (10 Lux — 12 часов) молодого мицелия, чтобы заложившиеся в это время зачатки плодовых тел достигли полной зрелости уже в темноте. Вегетативный рост мицелия и прорастание спор этого гриба вполне нормально происходят и при отсутствии света. Наоборот, у Sporodinia, Nectria, Aspergillus, Meru-

[1] Эти данные относительно сапролегний, основанные на опытах Клебса (1899), нуждаются в поправке. Согласно опытам Беккер, произведенным у нас в лаборатории, Saprolegnia при хороших источниках питания прекрасно переносит довольно высокую кислотность, развиваясь хорошо в пределах pH от 3,5 до 8—8,5, с optimum'ом около pH=5—6. Интересно, что при худших источниках питания (аспарагин вместо пептона) она оказывается более кислоточувствительной.

lius, Schizophyllum, шампиньона и др. спороношения развиваются и в темноте. В других случаях спороношения при недостатке света залагаются, но не достигают нормального развития. Например у Fomes applanatus вместо нормальных плодовых тел получаются вертикально растущие образования, разветвленные на манер оленьих рогов (рис. 45). Гимения и базидиоспор на них не развивается.

Из отдельных лучей спектра более активно действующими на грибы оказываются коротковолновые, особенно ультрафиолетовые. Как и многие другие агенты при высоких дозировках, они подавляют или убивают гриб, а при низких могут стимулировать те или иные его функции или вызывать в нем стойкие изменения типа мутаций. Особенно много работал с ультрафиолетовыми лучами в указанном направлении Stevens. При соответственных дозировках ему удавалось получить сумчатые спороношения у ряда несовершенных грибов или пикниды в культуре у таких форм, которые без этого не давали этих спороношений. Другие авторы получали таким же путем повышение спорообразования (у Helminthosporium) или мутации (у Chaetomium и др.).

Аналогичные результаты были получены с другими видами радиаций: излучениями радия и особенно много с лучами Рентгена. При соответственных дозировках облучения наблюдалась стимуляция размножения или появление новых рас у дрожжей, более сильный рост и зиготообразование у мукоровых и т. д.

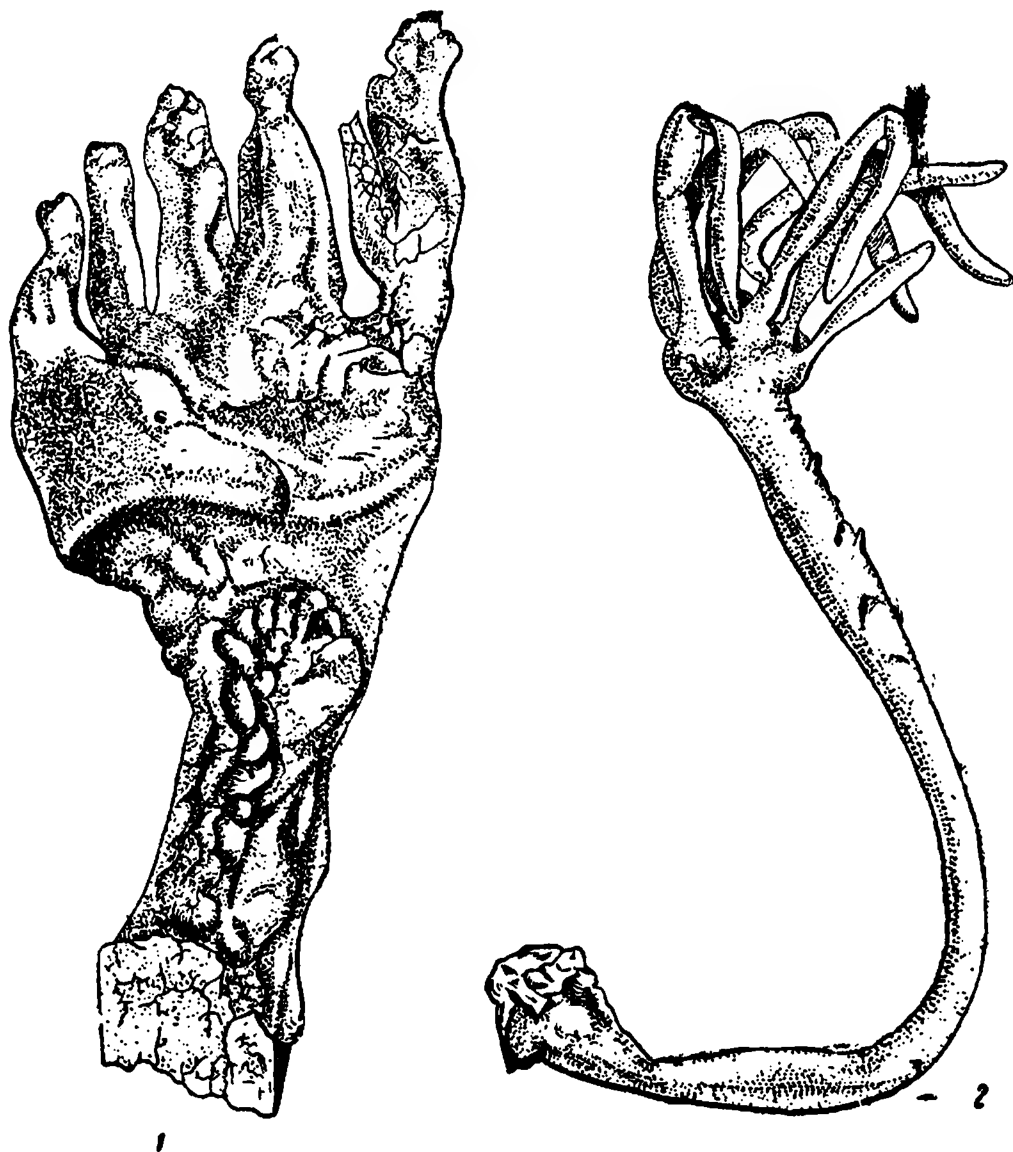


Рис. 45. *1* — Плодовое тело Fomes igniarius, выросшее при недостатке света; вид снизу; сохранено дорзовентральное строение, но край плодового тела разделяется как бы на 5 «пальцев»; *2* — Fomes applanatus, выросший в темноте; имеет радиальное строение, на вершине ветвится.

В опытах Клюшниковой, произведенных в нашей лаборатории, непродолжительное действие х-лучей на молодые мицелии Phycomyces вызывало более пышный дальнейший рост их и более обильное образование спорангиев. Действием х-лучей на зиготы этого гриба удалось добиться более быстрого их прорастания, но вместе с тем споры их зародышевых спорангиев показали малую всхожесть, а прорастающие нередко давали уродливые или не спороносящие далее мицелии. Очевидно, в этом случае действие Рентгена, стимулируя прорастание зигот, оказалось уже слишком сильным для некоторых дальнейших функций.

Нужно сказать, что довольно обильная литература последних лет по действию различных радиаций на грибы разноречива: результаты, полученные разными авторами, часто не совпадают. При оценке их нужно иметь в виду, что радиации, как и другие факторы воздействия на организм, могут действовать не одинаково и даже прямо противоположно в разных дозировках (с одной стороны стимуляция, с другой подавление и даже убивание). В свою очередь абсолютные величины этих дозировок даже для одного организма могут быть различными в зависимости от многих других условий, как стадия развития, состав и реакция среды, кислородные условия и т. п. Тем не менее нужно признать, что в радиациях (главным образом ультрафиолетовые лучи и лучи Рентгена) мы имеем довольно мощный фактор для того, чтобы вызвать или повысить частоту тех или других процессов у грибов (спорообразование, прорастание спор, мутации и др.). При том дозировка этого фактора может быть более тонкой, чем многих других, которые сами по себе могли бы, может быть, оказать аналогичное действие.

Действие ядовитых веществ. Ядовитыми для грибов оказываются в общем те же вещества, которые ядовиты и для других растений. Это будут в первую очередь соли тяжелых металлов (Hg, Cu, Zn и др.), некоторые газообразные и летучие вещества (Cl, Br_2, SO_2, H_2S и др.), а также ряд органических соединений, как формальдегид, фенол и др.[1]. Относительно действия ядовитых веществ следует отметить, что на крайне слабые концентрации их грибы (как и другие организмы) часто реагируют повышением своего развития.

На этом отчасти основывается введение Zn в известную питательную жидкость Ролена. Аналогично действие и крайне слабых разведений $CuSO_4$, $HgCl_2$ и др. При более высоких дозах наступает подавление роста (угнетающая доза) и затем смерть (смертельная доза). В общем эти дозы весьма невысоки, но все-таки для разных грибов и разных ядов оказываются различными. При этом некоторые формы оказываются особенно выносливыми в указанном отношении. Таковы, например, распространенные плесени: виды Aspergillus и особенно Penicillium glaucum. Последний может еще развиваться на децимолярном растворе $CuSO_4$, что для других грибов является далеко превышающим смертельную дозу. К ядовитым газообразным веществам в некоторых случаях можно причислить CO_2. При очень высоком содержании ее в атмосфере наблюдается подавление развития. Для грибов-разрушителей древесины это начинается с 18% CO_2, а при 80% наблюдается полная остановка роста (Bavendamm, 1928). При очень большом содержании CO_2 (90%) наблюдается подавление даже такой выносливой формы, как Sterigmatocystis niger. При этом здесь имеет значение не просто недостаток кислорода, а именно специфическое свойство CO_2, так как при замене ее, например, азотом, некоторое развитие гриба продолжается даже при отсутствии кислорода в атмосфере [2]. В природных условиях ядовитые вещества не играют обыкновенно большой роли в распространении грибов. Однако и здесь такого рода воздействия не исключены. Особенно это относится к таким веществам, как Cl, SO_2, может быть, H_2S и др., которые при некоторых условиях (около фабрик и т. п.) могут скопляться в значительных количествах как в почве, так и в атмофере. Тем более приходится считаться с ядовитыми веществами в деле борьбы с вредными грибами при применении различных фунгисидов как против паразитных форм, так и против сапрофитных (разрушители древесины).

Учение о фунгисидах разрабатывается главным образом в фитопатологии и отчасти в некоторых разделах химии. Как хорошую сводку по этому вопросу можно указать книгу Мартина «Научные основы дела защиты растений» (1931). Здесь же можно ограничиться сравнительно немногим.

По области применения фунгисиды можно разделить на три основные группы: 1) применяемые против паразитных грибов, развивающихся на молодых растущих частях растения (листья, молодые стебли, плоды); 2) применяемые для обеззараживания (протравы) посевного материала; 3) применяемые против грибов, разрушающих древесину. Вместе с тем, эти три группы различаются и по тем требованиям, какие предъявляются к фунгисиду.

---

[1] Интерссно, что алкалоиды, столь резко токсичные для животных, для грибов часто оказываются не только не ядовитыми, но могут являться единственным источником их питания в культуре. Это обстоятельство должно быть принято во внимание при объяснении биологического значения алкалоидов в растении. Часто им приписывается роль защиты от нападения паразитов. На грибных паразитов этого во всяком случае распространять нельзя. Прямые опыты в этом направлении, например, с паразитами табака, показали, что хотя они, в конце концов, и задерживаются в росте от прибавления к культуре никотина, но это лишь в концентрациях, значительно превышающих общее содержание этого алколоида в растении. Возможно, впрочем, что в отдельных клетках эта концентрация значительно выше.

[2] Для многих грибов подавление развития начинается уже при сравнительно небольшом содержании CO_2 в атмосфере. С этим приходится сталкиваться при культуре древоразрушающих и иных грибов в узкогорлых и закрытых плотными ватными пробками колбах. Накопление CO_2 от дыхания нередко скоро останавливает рост его. Перевертывание на некоторое время колбы (с твердым субстратом) вниз горлом обычно восстанавливает его на известное время. Большая токсичность CO_2 по сравнению с нейтральными газами, как N, и другими веществами стоит, вероятно, в связи с чрезвычайной быстротой проникновения ее в клетку.

Фунгисиды первой группы, уничтожая гриб, не должны вызывать повреждения нежных частей растения, еще не защищенных перидермой. Поэтому высокие концентрации сильно действующих веществ здесь не приемлемы, так как не известно таких специфичных ядов, которые действовали бы на грибы и были безвредны для других растительных клеток[1]. Выход из положения в этом случае находится в том, что ядовитое начало применяется в нерастворимой или слабо растворимой в воде форме, но вводится в избытке, образуя осадок. Такому составу фунгисида соответствует также и то обстоятельство, что его основное назначение заключается в том, чтобы предохранять растение от возможного заражения, а не в том, чтобы убить уже развившийся гриб. Последнее возможно только для эктофитных паразитов, как мучнеросные, но не для других, мицелий которых расположен внутри ткани пораженного растения. Во всех случаях оставшийся на поверхности листа или другого органа нерастворимый мелко раздробленный осадок долго не смывается дождем, но постепенно в результате различных происходящих в нем реакций переходит малыми дозами в раствор. Эти постепенно растворяющиеся количества оказываются недостаточными, чтобы повредить клетки листа, покрытого кутикулой, но достаточными, чтобы убить попадающие на него споры, особенно во время их прорастания, когда ростковая гифа одета тонкой, легко проницаемой оболочкой.

Среди многочисленных фунгисидов этой группы наиболее распространенные имеют действующим началом серу или медь.

Часто употребляется свободная сера в виде мелко измельченной муки или серного цвета (продукт возгонки). Ее применяют чаще в сухом виде для опыления, а для опрыскивания изготовляется особая так называемая коллоидальная сера высокой степени измельчения. В еще большем употреблении сейчас некоторые соединения серы, так называемые полисульфиды. Они представляют соединения щелочных или щелочно-земельных металлов с серой в большем количестве, чем то, которое соответствует их валентности (например пятисернистый кальций). Эти фунгисиды употребляются для опрыскивания. В остатке на листе они постепенно освобождают серу и действуют поэтому аналогично ей. В вопросе о том, каким именно способом действует сера на грибы, многое не ясно. Одни авторы полагают, что мелко раздробленная сера на поверхности листа медленно окисляется до сернистого газа или сернистого ангидрида, другие предполагают образование пентатионовой кислоты, а третьи утверждают, что действуют просто пары свободной серы.

Сера и ее препараты особенно применяются для борьбы с мучнеросными грибами, но могут иметь значение также и для борьбы со ржавчинными и некоторыми другими.

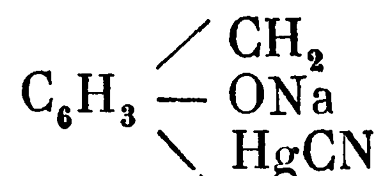
Примером фунгисидов с медью как действующим началом может служить широко известная бордосская жидкость. Она изготовляется смешением медного купороса и известкового молока в несколько различных отношениях по разным рецептам (например 1,6—1,3 *кг* медного купороса в 50 *л* воды+0,75 *кг* едкой извести в 50 *кг* воды). Получается голубая непрозрачная жидкость, содержащая мелко раздробленный осадок. Наиболее существенную часть его представляют окси-сульфаты меди, например $4CuO.SO_3$,$5CuO.SO_3$ и др. Из этих нерастворимых соединений под влиянием углекислоты, аммиака и, вероятно, также и выделений тканей растения и спор гриба происходит постепенное освобождение растворимых солей, которые и действуют на споры во время их прорастания. Аналогичный характер имеют бургундская жидкость (смесь медного купороса с содой), азурин (смесь медного купороса с аммиаком) и др.

Для опрыскивания растений в необлиственном состоянии могут применяться жидкости с более высокой концентрацией действующего ядовитого начала в виде раствора. Например, часто употребляются 1—3% раствор железного купороса для опрыскивания поздней осенью или ранней весной плодовых де-

[1] Небольшие различия в чувствительности здесь возможны ввиду неодинаковой смачиваемости или проницаемости тех или других клеток и т. д.

ревьев против разных грибов или кустов крыжовника против мучнистой росы. В этих случаях части растений, защищаемые перидермой, выдерживают без повреждений и такие более сильные воздействия.

Для протравы посевного материала также применимы более сильные протравители, так как сухие семена или плоды достаточно защищены своими оболочками; назначение же фунгисида заключается в том, чтобы убить грибные зародыши на их поверхности. Для этих целей широко применяются: формалин (0,15-процентный раствор или $^{1}/_{300}$ продажного 40-процентного) и раствор медного купороса (0,1% и выше). Медные соли (особенно углекислая медь) употребляются также и для сухого протравливания (опыления) семенного материала. В лабораторных опытах протравливания семян хорошие результаты дает сулема (0,1%), а в хозяйстве применяются различные препараты, содержащие органические соединения ртути, например, успулун и гермизан; в последнем ртуть находится в таком соединении:



Против грибов-разрушителей древесины могут применяться еще более энергичные фунгисиды, или, как их чаще здесь называют, антисептики. Это обусловливается, с одной стороны, высокой стойкостью древесины против многих химических воздействий, а, с другой стороны, тем, что здесь требуется убить не только поверхностно расположенный гриб, но и те гифы его, которые, возможно, проникли глубоко в толщу древесины. Из наиболее употребительных здесь антисептиков можно указать: 1) Креозотовое каменноугольное масло. Оно не растворимо в воде, поэтому не вымывается и применимо особенно для таких частей, которые подвержены действию дождя (например железнодорожные шпалы). 2) Водные растворы фтористого натрия (3%), медного купороса (до 10%), динитрофенола (насыщенный раствор, около 0,7%) и др. Указанные антисептики не только наносятся на поверхность древесины, но и загоняются внутрь ее, что достигается различными способами пропитки. В других случаях антисептик, нанесенный в значительном запасе на поверхность древесины, потом постепенно проникает внутрь ее, по мере увлажнения (методы антисептических обмазок и бандажей).

В связи с учением о фунгисидах встает вопрос о токсическом действии и о возможной связи его с химическим строением или физическими свойствами того или иного вещества. Нужно сказать, что несмотря на обширнейшую литературу, вопросы эти еще недостаточно разработаны и какого-либо общего решения их дать нельзя. Приходится поэтому довольствоваться больше отдельными эмпирическими фактами.

Наиболее понятным кажется действие солей тяжелых металлов и формалина. Производя необратимую коагуляцию, хотя бы части белков протоплазмы, они нарушают ее структуру и этим вызывают смерть клетки.

Ядовитые свойства солей тяжелых металлов стоят в связи со степенью их ионизации и зависят, главным образом, от свойств катиона. Это можно видеть, например, из сравнения сулемы и цианистой ртути. Первая сильно диссоциирует в водном растворе и оказывается значительно более ядовитой, чем вторая, хотя у последней ядовит также и анион (CN'). Этой же разницей диссоциации объясняется бо́льшая ядовитость водных растворов, по сравнению, например, со спиртовыми, а также понижение ядовитости в присутствии других солей со сходным анионом или органических веществ.

Свободные кислоты или щелочи, вероятно, аналогичным образом действуют их водородными или гидроксильными ионами. Ненормально высокое скопление тех или других в протоплазме резко меняет состояние ее частей и нарушает жизненные функции. Некоторые другие ядовитые вещества действуют, повидимому, как сильные окислители (например перманганат, вероятно, также галоиды). Однако в большинстве случаев действие ядовитых веществ

на живую клетку остается в существе мало выясненным, и приходится поэтому довольствоваться только констатированием факта большей или меньшей ядовитости их. Как примеры некоторых наблюдаемых здесь закономерностей можно указать, что в органических, особенно циклических, соединениях наблюдается нередко повышение ядовитости при введении в них гидроксила, нитрогруппы или галоидов, однако все это только до известных пределов, после чего снова начинается понижение ядовитости. Также значительно повышается ядовитость при введении тяжелых металлов, особенно ртути, свинца и некоторых других. При этом указанные металлы могут действовать и в неионизированном состоянии.

Ядовитые вещества действуют, находясь в непосредственном контакте с протоплазмой. Поэтому очень существенно знать их поступление в клетку и возможное накопление в ней. Особенно это важно там, где, как в фунгисидах против паразитных грибов на живых листьях, ядовитые вещества содержатся в растворенном состоянии только в минимальных количествах. Клетки в этих случаях часто не отмирают тотчас же, а лишь спустя некоторое время, вероятно, в результате накопления в них ядовитых веществ в более высокой концентрации.

По теории Овертона, развитой им главным образом на примерах веществ типа наркотиков, поступление их в клетку определяется растворимостью в липоидах поверхностного протоплазменного слоя. При этом последний рассматривается им как имеющий мозаичную структуру: как состоящий из чередующихся участков водной и не водной (липоидной) фаз. В более общем виде ставит этот вопрос Траубе. Согласно его теории основное значение в поступлении веществ в клетку (в том числе и ядовитых) определяется наличием поверхностно активных веществ, т. е. таких, которые уменьшают поверхностное натяжение между живой протоплазмой и окружающей ее средой. Благодаря этому частицы растворенного вещества скопляются на границе между окружающим раствором и протоплазмой и адсорбируются на ее поверхности. Дальнейшее развитие этой теории показало, что указанные явления адсорбции зависят от полярного строения тех или других адсорбируемых молекул или ионов. Эти активные или полярные группы их притягиваются веществами протоплазмы с противоположными свойствами активных групп и, вступая с ними в более прочное соединение, вызывают накопление адсорбируемого вещества. Такими активными группами как в адсорбирующих, так и в адсорбируемых веществах могут быть кислотные и щелочные (OH, COOH, NH_2 и др.). Понятно, что взаимно притягиваются группы противоположных свойств.

Механические воздействия. Многие грибы нормально развиваются только в среде, находящейся в спокойном состоянии, тогда как различные сотрясения отзываются вредно и в крайнем случае могут совсем подавить рост. В природе такие сотрясения имеют малое значение, но в некоторых случаях могут и здесь играть известную роль, например для Saprolegnia, которая особенно чувствительна к таким воздействиям и может подавляться в случае волнения воды в естественном водоеме и т. п.

ЛИТЕРАТУРА.

Bawendamm, 1928. Neue Untersuchungen über die Lebensbedingungen der holzzerstörenden Pilze. I и II. Cbl. f. Bakt., II Abt. 75 и 76.

Беккер, 1936. Влияние внешних воздействий на плодоношения грибов. Успехи современной биологии, т. 5.

Constantin, 1930. L'action du Radium et des Rayons x... Ann. Sci. Nat. Bot., 12.

Худяков, 1935. Литическое действие почвенных бактерий на Fusarium. Микробиология, т. 4.

Dixon H., 1932. The effect of x-rays... in producting Saltants in Chaetomium and other Fungi. Ann. of Bot., v. 46.

Fischer E. und Gäumann E., 1929. Biologie der pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze.

Fries N., 1938. Ü. d. Bedeutung von Wuchsstoffen für das Wachstum verschiedener Pilze. Symbolae botan. Upsalenses, III, 2.

Imschenezki, 1932. Über den Einfluss der Hormone auf Hefepilze... Bull. Acad. Sci. USSR, v. 10, p. 1559—1578.

Имшенецкий, 1935. Образование рас у дрожжей под влиянием соответствующих продуктов жизнедеятельности. Микробиология, т. 4.
Kerl, 1937. Regenerationsversuche und andere entwicklungsphysiol. Untersuchungen bei Pyronema confluens. Ztschr. f. Bot., Bd. 31.
Kögl u. Niels Fries, 1937. Über den Einfluss von Biotin, Aneurin und Meso-Inosit auf das Wachstum der verschiedenen Pilzarten. Ztschr. f. phys. Chemie, Bd. 249, H. 2, 3, 4.
Красильников, 1934. Образование рас у Saccharomyces cerevisiae. Извест. Акад. н., № 2—3.
Krause, 1930. Einfluss der Ernährung... auf Perithecienproduktion einiger Hypocreaceen. Ztschr. f. Parasitenkunde, Bd. 2.
Курсанов и Алексеева, 1938. Голубая и зеленая плесень на плодах цитрусовых. Совет. субтропики.
Mc. Cormick, 1925. Perithecia of Thielavia basicola and the stimulation of their production by extract from other fungi. Connect. Agr. Exp. Sta., Bull. № 269.
Molliard, 1903. Rôle des bactéries dans la production des perithèces chez Ascobolus. C. r. Acad. Sci. Paris, v. 136.
Миллер В. В., 1932. Процесс гниения древесины как фактор ее самоувлажнения. Изв. Н. И. И-та древесины. Вып. I. Лаборатория микологии.
Mix A. L., 1924. Biological and cultural studies of Exoascus deformans. Phytopath., v. 14.
Надсон и Филиппов, 1931. Об образовании новых стойких рас микроорганизмов под влиянием лучей Рентгена. Докл. Акад. н.
Надсон, 1935. Экспериментальное изменение наследственных свойств микроорганизмов. Москва.
Надсон и Филиппов, 1925. О влиянии рентгеновских лучей на половой процесс и образование мутантов у низших грибов. Вестн. рентгенологии, т. 3.
Новогрудский, 1936. Антагонистические взаимоотношения микробов. Успехи современной биологии, т. 5.
Новогрудский, 1936. Использование микробов в борьбе с грибковыми заболеваниями растений. Изв. Акад. н. СССР.
Новогрудский, 1936. О Pyronema confluens и ее взаимоотношениях с почвенными микроорганизмами. Бюл. Мос. Общ. Исп. Пр., т. 45.
Reinhardt, 1892. Wachstum der Pilzhyphen. Jahrb. wis. Bot., Bd. 23.
Robinson, 1926. The conditions of growth and development of Pyronema confluens. Ann. of Bot., v. 40.
Sartory, 1916. De l'influence d'une bactérie sur la production des perithèces chez Aspergillus. C. r. Soc. biol., v. 79.
Schopfer, 1932. Étude d'un cas de stimulation unilatérale et d'un cas d'inhibition chez un microorganisme. C. r. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève, v. 50.
Schopfer, 1936. Über die Wirkung des synthetischen Vitamins B_1 auf einen Microorganismus. Ber. d. bot. Ges., Bd. 54.
Schopfer, 1937. Über die Wirkung von Aneurin auf das Wachstum von Ustilago violacea. Ber. d. bot. Ges., Bd. 55.
Schopfer, Ряд работ о действии ростовых веществ и витаминов на рост и развитие грибов: C. r. Soc. Phys. et Hist. nat., v. 48 (1931), v. 51 (1934); Arch. f. Microbiologie, Bd. 5 (1934), 6 (1935), 8 (1937); Ber. d. d. bot. Ges. 52 (1934) и др.
Smith, 1936. The effects of radiation on fungi: Biolog. effects of radiation, v. 2.
Stevens, 1925—1931. Ряд работ: Science, v. 67 (1925); Botan. Gaz., v. 86 (1928); Zbl. f. Bakt., II Abt., Bd. 82 (1930); Mycologia, v. 23 (1931).
Stevens, The effect of Ultra-violet Iridation on various Ascomycetes and Fungi imperf. Centralbt. f. Bakteriol. II Abt., B. 82.
Stevens, 1931. The ascigerus stage of Colletotrichum lagenarium induced by U. V. Irridation. Mycologia, v. 23.
Сухоруков, 1938. К физиологии иммунитета растений. Дисс. И-та Физ. растений Академии наук СССР (рукопись).
Weindling, 1932. Trichoderma lignorum as a parasite of other soil fungi. Phytopath., v. 22.
Weindling, 1934. Various fungi... parasitie on Rhizoctonia Solani. Phytopath., v. 24.

Глава IX

ОБРАЗ ЖИЗНИ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Нуждаясь в готовом органическом питании, грибы находят его в природе или в виде органических остатков, или в виде других живых организмов, и питаются соответственно этому как сапрофиты или паразиты. К последним еще тесно примыкают симбиотически живущие грибы. Хотя каждый из этих типов существования является более или менее постоянным для того или иного

вида, однако провести между ними резкую грань не представляется возможным, так как они связаны переходами и эволюционно выводятся один из другого. Первичным способом питания грибов несомненно нужно признать сапрофитное, которое и сейчас свойственно большинству видов. При широком распространении органических остатков в природе сапрофитные грибы сравнительно легко находят себе подходящий субстрат, так как отличаются большею частью сравнительно малой разборчивостью к его составу, т. е. широкой амплитудой приспособления к источникам пищи. Поэтому на одном и том же субстрате, содержащем органические остатки, могут одновременно развиваться различные виды, и между ними возникает конкуренция. Лишь немногие сапрофитные грибы приспособились к сравнительно узким специальным условиям, мало подходящим для большинства других. Таковы, например, Mycoderma aceti, приспособившаяся к питанию этиловым спиртом и уксусной кислотой, или виды Onygena, использующие роговое вещество и т. п. Эволюционный смысл этих специальных приспособлений заключается в том, что, ограничивая круг своих субстратов, гриб вместе с тем освобождается от многочисленных конкурентов. Однако для сапрофитов в этом направлении представляются в общем не особенно широкие возможности ввиду того, что такие специфические субстраты, не пригодные для других в общем широко приспособляющихся сапрофитных видов, мало сравнительно распространены в природе. В соответствии с этим таких узких специалистов среди сапрофитных грибов известно немного. Гораздо более широкие возможности открываются при переходе на паразитное питание. Здесь каждый живой организм представляет ряд особенностей, исключающих развитие на нем не только всех сапрофитов, но и большинства паразитов, не приспособленных к нему специально. Благодаря этому паразитизм у грибов, особенно на растениях, получил очень широкое распространение, и многие паразиты, как, например, хлебная ржавчина и др., развиваются в огромных количествах, защищенные от конкурентов специфическими особенностями питающего растения.

Эти преимущества паразитного существования, идущие за счет специализации, т. е. ограничения круга возможных субстратов, могли быть завоеваны лишь теми видами, которые заранее обладали или могли быстро выработать некоторые специальные необходимые для этого свойства. Как на наиболее общие из них можно указать на следующие:

1. Наличие ферментов, воздействующих на клеточные стенки и содержимое клеток хозяина.

2. Наличие антител и токсинов, которые дают грибу возможность противостоять воздействию на него живых клеток хозяина и убивать их.

3. Общая сила роста и характер тропизмов, которые обеспечивают возможность внедрения гиф в ткани хозяина.

4. Приспособляемость к условиям сравнительной бедности кислородом и большего содержания углекислоты. Дело в том, что во внутренних тканях растения, где большею частью помещается мицелий гриба, атмосфера вследствие дыхания клеток хозяина часто бедна кислородом и обогащена CO_2; например в атмосфере межклетников яблока содержится 21% CO_2, а в межклетниках клубня картофеля — 34%.

Выработка приспособлений к паразитному образу жизни происходила, конечно, не сразу, и в настоящее время мы имеем паразитов, стоящих на различных ступенях эволюции в данном направлении: от таких, паразитизм которых является непостоянным и которые даже и в природе еще встречаются в первоначальных сапрофитных условиях, до высоко специализированных облигатных паразитов, как Uredinales, где способность к сапрофитной жизни оказывается уже утраченной.

Из паразитизма выводится симбиоз. В нем гриб также соединяется с другим живым организмом, — преимущественно растением, — и вступает с ним в прижизненный обмен веществ, но соотношения их носят более уравновешенный характер. При этом гриб приобретает преимущества, аналогичные тем, которые имеются при паразитизме, но и содержащее его растение, как правило,

не угнетается от такого сожительства. В случае симбиоза также имеются различные степени приспособлений к таким условиям: от облигатного симбиоза (грибы лишайников и некоторых микориз) до мало диференцированного, где такие условия для них еще не строго фиксированы. Широкие примеры симбиоза грибов мы имеем в лишайниках и микоризах (см. стр. 99 и след.).

САПРОФИТИЗМ

В главах VII и VIII при рассмотрении общих условий питания и жизни грибов имелись в виду как раз преимущественно сапрофиты. Поэтому здесь можно ограничиться только немногим. Во-первых, следует отметить, что сапрофитизм все-таки является наиболее распространенным среди грибов и характерен для более чем $^3/_4$ всех известных видов. Во-вторых, необходимо указать на преимущественную связь их с остатками растительного происхождения и значительно меньшую распространенность на животных остатках.

Наиболее обычными природными субстратами для сапрофитных грибов являются опавшие листья, сучья, пни, отмершие травянистые растения и пр. Сапрофиты также чрезвычайно распространены на богатой растительным перегноем почве и на экскрементах преимущественно травоядных животных. И в обстановке, создаваемой человеком, сапрофитные грибы (плесени) развиваются преимущественно на субстратах растительного происхождения: плесневеют хлеб, овощи, варенье, бумага и т. п., тогда как животные продукты преимущественно гниют, подвергаясь разрушению со стороны бактерий.

Причины такого предпочтения грибами растительных остатков не одинаковы в разных случаях. Как на наиболее общую можно указать на конкуренцию с другими бесхлорофилльными организмами — с бактериями. При этом имеют значение: 1) кислая реакция растительных остатков, благоприятствующая развитию грибов и подавляющая развитие бактерий; 2) преобладание в растительных остатках углеводов, особенно таких, как целлюлоза, которая для грибов, обладающих цитазами, является легко доступным и даже хорошим источником питания, тогда как для многих бактерий представляет непреодолимое препятствие. Наоборот, в животных остатках, где преобладают белки, грибы не выдерживают конкуренции с бактериями, которые не только быстрее размножаются, но и так видоизменяют субстрат в сторону его подщелочения, что он делается мало пригодным для грибного населения.

ПАРАЗИТИЗМ

Паразитные грибы на животных. Паразитные грибы, подобно сапрофитным, в огромном большинстве случаев поселяются на растительных субстратах. Однако известно несколько сот (около 800) видов грибов-паразитов на животных. Из них в первую очередь следует указать на целые большие группы с таким образом жизни. Это семейство Entomophthoraceae и порядок Laboulbeniales, паразитирующие на насекомых, первые как внутренние (эндофитные) паразиты, а вторые как наружные (эктофитные). Кроме того, одиночные паразиты животных встречаются и среди многих других групп грибов. На низших водных беспозвоночных паразитируют преимущественно представители простейших грибов — хитридиевых и близких к ним (Polyphagus Euglenae на Euglena, некоторые виды Olpidium и др. на коловратках, Myzocytium vermicolum на черве Anguillula и др.). На насекомых, кроме указанных выше Entomophthoraceae и Laboulbeniales, следует особо отметить Cordyceps (из пиреномицетов), представители которого поражают личинки, характерным образом мумифицируя их. На низших позвоночных животных можно указать некоторых сапролегниевых в качестве поверхностных паразитов на рыбах и представителей Basidiobolaceae в качестве кишечных паразитов амфибий, рыб и рептилий. На птицах особенно распространены представители семейства Aspergillaceae (Aspergillus fumigatus, Asp. subfuscus и др., некоторые виды Penicillium) в качестве паразитов бронх и легких; в таких же условиях иногда встре-

чаются здесь и мукоровые (Mucor mucedo, M. corymbifer и др.). На млекопитающих, в том числе и на человеке, грибы встречаются всего чаще в качестве паразитов, вызывающих различные кожные заболевания (стригущий лишай — возбудитель Trichophyton, микроспория — возбудитель Microsporon, парша — возбудитель Achorion). Кроме того, известны так называемые бластомикозы, вызываемые дрожжевидными грибами: они встречаются не только на наружных покровах, но и во внутренних органах. Близко сюда стоит так называемая молочница грудных детей и молодых животных, вызываемая грибом Endomyces albicans. В легких, бронхах, в ушном проходе и т. д. встречаются также представители Aspergillaceae и Mucoraceae, вызывая такие же заболевания, как и у птиц. У человека наблюдаются иногда общие микозы внутренних органов (печени, почек и т. д.). Возбудителями этих обычно очень тяжелых заболеваний являются главным образом виды Aspergillus.

Паразитизм грибов на животных изучен в общем далеко не достаточно, как со стороны проникания и дальнейшего прохождения гриба в животных тканях, так и со стороны воздействия его на их клетки. Более других изучены с этой стороны грибы, вызывающие кожные заболевания млекопитающих (дерматомикозы), но и здесь большее внимание уделяется внешней картине вызываемого ими заболевания. Большинство грибов, паразитирующих на высших животных, близки к обычным сапрофитным формам и встречаются нередко в природе как сапрофиты.

Паразитные грибы на растениях. Гораздо более многочисленны, разнообразны и вместе с тем лучше изучены грибы, паразитирующие на растениях. Их насчитывается больше 10 000 видов, причем здесь имеются как целые большие группы, состоящие из таких паразитов (Uredinales, Erysiphaceae и др.), так и такие, где паразитизм и сапрофитизм представлены рядом у близких родов и видов. Отсюда можно заключить, что паразитизм самостоятельно и в разное время вырабатывался в разных группах. В одних случаях он более древнего происхождения, так что на его почве могли развиться целые большие отделы, как исключительно паразитные Uredinales, а в других еще только вырабатывается. Соответственно этому паразитизм первых, как правило, достиг более высоких ступеней эволюции, чем у вторых.

Соответственно разным ступеням приспособления здесь различаются:

1. Истинные паразиты, которые нормально в природе встречаются только в паразитных условиях. Некоторые из них все-таки не утратили еще окончательно способности к развитию в сапрофитных условиях искусственной культуры (например Ustilaginales), другие же могут развиваться только как паразиты. Последние называются обязательными, или облигатными паразитами и могут рассматриваться как примеры наиболее далеко зашедшего приспособления к паразитной жизни (например Uredinales или Erysiphaceae).

2. Факультативные сапрофиты, которые, хотя и живут преимущественно паразитно, но могут встречаться и как сапрофиты и нередко даже нормально проводят часть своего цикла развития в сапрофитных условиях (например многие аскомицеты, паразитные в конидиальной стадии и сапрофитные в сумчатой, или также трутовики).

3. Факультативные паразиты, которые нормально живут сапрофитно и только изредка и при особых условиях могут быть паразитами (например Rhizopus — нормально сапрофит, но встречающийся иногда как паразит на плодах).

4. Истинные (обязательные) сапрофиты, не встречающиеся в условиях паразитизма.

Понятно, что между этими типами имеются переходы, так как они соответствуют высоте приспособления к паразитной жизни, что в свою очередь зависит в общем от длительности эволюции в указанном направлении [1].

[1] Было бы, однако, неправильным сделать отсюда вывод, что всегда факультативный сапрофитизм моложе, чем истинный паразитизм. В некоторых случаях допустима большая древность первого, если эволюция его пошла в другую сторону: использования преимуществ

Примеры паразитизма грибов на растениях столь многочисленны и разнообразны в подробностях, что обозрение их требует некоторой классификации этих явлений. Она может быть проведена со следующих основных точек зрения: I. Морфология паразитизма: морфологическое отношение паразита к питающему растению, особые состояния паразита при его паразитной жизни, способы внедрения (инфекции). II. Биология и физиология паразитизма: степень его обязательности, характер влияния на клетки хозяина, специализация.

I. **Морфология паразитизма.** В соответствии с условиями питания паразитных грибов их мицелий большею частью разрастается внутри ткани питающего растения, что же касается развивающихся на нем органов размножения, то они, в соответствии с условиями рассеивания их, располагаются обыкновенно поверхностно, или высовываясь на конидиеносцах через устьица (например у Peronosporaceae), или залагаясь под эпидермисом, освобождаются при созревании благодаря разрыву его (например у Uredinales). Реже споры залагаются в глубине ткани и освобождаются только после разрушения ее или даже всего органа. Это имеет место в некоторых случаях преимущественно для спор, служащих не для непосредственного размножения, а для сохранения вида, например для ооспор Peronosporaceae, телейтоспор некоторых Uredinales как Uropyxis, а также некоторых головневых спор. Менее распространены паразиты, у которых и мицелий располагается поверхностно (например у Erysiphaceae). Соответственно этому положению мицелия различают: внутренние, или эндопаразиты, и поверхностные, или эктопаразиты.

Эктопаразиты. Наиболее типичными представителями их являются Erysiphaceae, принадлежащие к числу облигатных паразитов. Их мицелий стелется по поверхности кутикулы пораженного органа и только кое-где дает короткие отростки (гаустории), проникающие в полость эпидермальных клеток. Однако у некоторых Erysiphaceae мицелий проникает отчасти и внутрь ткани через устьица. У Phyllactinia для этого образуются особые короткие ветви, а у Leveillula уже большая часть мицелия оказывается эндофитной. То же наблюдается и у некоторых других паразитов, например у представителей близкого к Erysiphaceae семейства Perisporiaceae, где также имеется и наружный, и внутренний мицелий. Аналогичный переход от эктофитного к эндофитному мицелию обнаруживается в семействе Peronosporaceae. У факультативно паразитных представителей рода Pythium значительная часть мицелия развивается снаружи, а у более приспособленных к паразитизму Albugo, Peronospora и др. весь мицелий эндофитный.

Эндопаразиты. Этот тип распространен несравненно более, чем предыдущий. В свою очередь здесь еще можно различить внутриклетные и межклетные паразиты. Первые представлены преимущественно простейшими формами, как архимицеты, где или совсем нет мицелия и вегетативное тело представлено голой протоплазмой (Myxochytridiales), или мицелий имеет микроскопические размеры, и распространение его часто ограничено всего одной клеткой хозяина (Mycochytridiales). С другой стороны, внутриклетный мицелий имеется и у более крупных форм, особенно у таких, паразитизм которых сравнительно слабо выражен. Здесь часто мицелий одинаково распространяется как между клетками, так и через самые клетки. Это наблюдается, например, у Botrytis, Gloeosporium, некоторых Pythium и др., но, кроме того, такое безразличное — и межклетное, и внутриклетное — прохождение отмечается, например, иногда и у таких типичных паразитов, как Ustilaginales. Наиболее распространен среди истинных паразитов межклетный мицелий, характерный для таких высоко специализированных групп, как большинство Peronosporaceae, все Uredinales и многие другие.

развития на различных субстратах, в том числе и на мертвых. Однако такой ход ее нужно признать скорее исключением, так как обычно, переходя на путь паразитизма, гриб с течением времени все больше должен продвигаться в сторону специализации ввиду наличия той борьбы, какая существует между ним и его хозяином.

Гаустории. Как межклетный, так и поверхностный мицелий истинных паразитов образует часто особые гаустории, проникающие внутрь клетки хозяина. Развитие их, например, у Erysiphaceae, имеющих поверхностный мицелий, происходит следующим образом. В известных местах гифы особенно плотно прикладываются к эпидермису, дают здесь короткие расширенные, иногда лопастные выросты, — так называемые аппрессории и при помощи их приклеиваются к соответственной эпидермиальной клетке. Вероятно под влиянием энзимов, выделяемых аппрессорией, лежащая под ней стенка клетки хозяина разбухает и размягчается, так что, когда затем в нее начинает врастать образующаяся из нижней стороны аппрессории тончайшая гифа, то она без особого труда прободает ее. Достигнув полости клетки, эта гифа или просто расширяется в пузырь, или разрастается в более сложное лопастное образование. Через узкую основную часть в нее протискивается из поверхностной клетки клеточное ядро (рис. 46, *2*, *3*, *4*). Такое же развитие и строение имеют и гаустории, которые развиваются на эндофитном межклетном мицелии, только образование аппрессорий здесь обычно мало выражено. В готовом виде гаустории здесь также состоят из основной очень узкой части, пронизывающей оболочку, и расширенной конечной части в полости клетки. В подробностях форма гаусторий бывает различна у разных представителей. У некоторых переноспоровых, как у Albugo или Plasmopara, они имеют вид как бы маленьких булавочных головок, внедряющихся в полость клетки; у представителей близкого рода Peronospora они крупные, ветвистые и заполняющие почти всю клетку хозяина (рис. 47, *2*). У Uredinales гаустории также разнообразны по форме и нередко бывают многоклеточными (рис. 47,*1*). Для гаусторий вообще типично то, что они сильно отличаются по форме и характеру роста и ветвления от обычных гиф мицелия. Это объясняется не только сравнительно ограниченным пространством, какое они имеют в полости клетки, но и главным образом тем влиянием, какое оказывает живое содержимое клетки хозяина на втргнув-

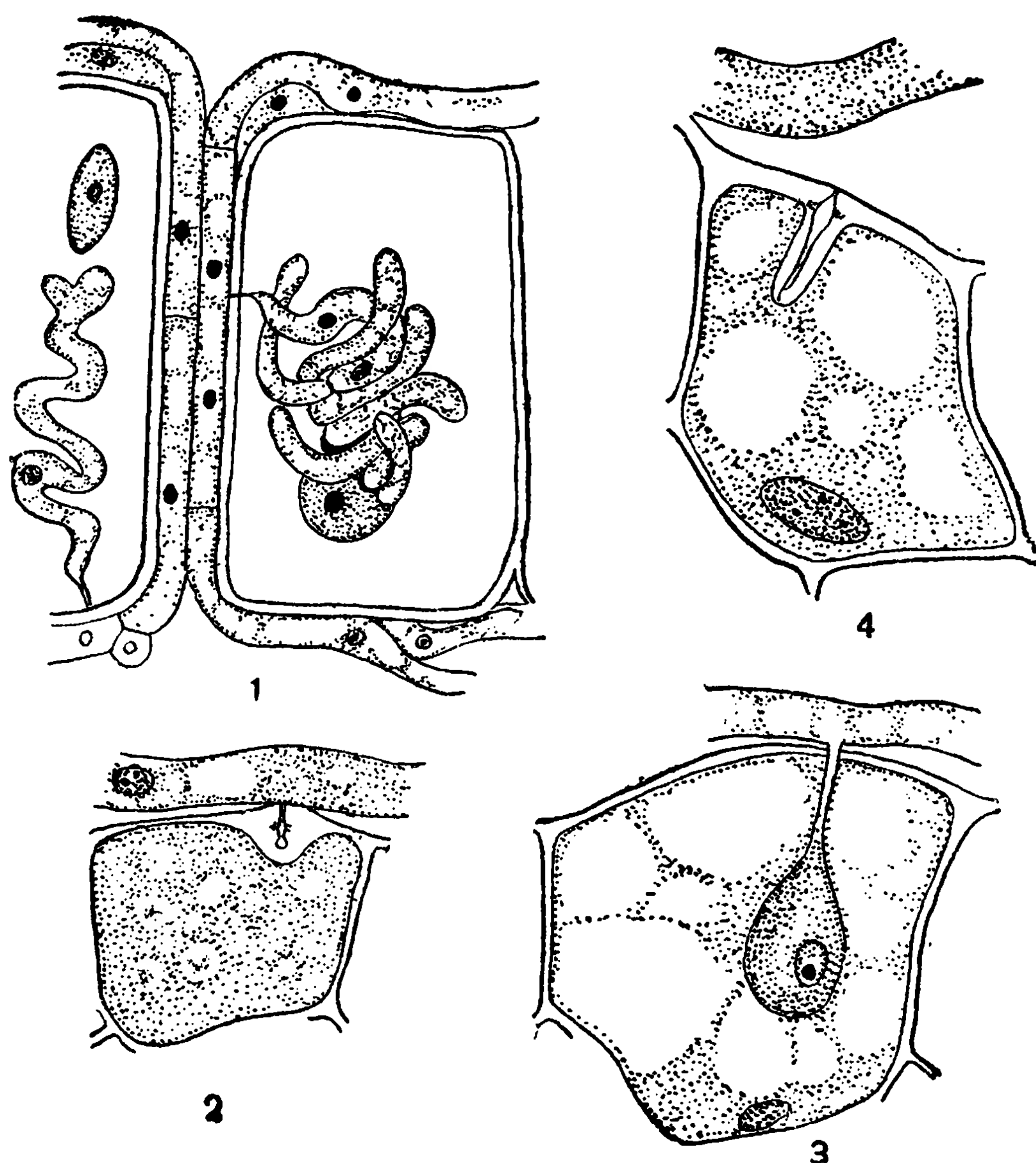


Рис. 46. Гаустории: *1* — Puccinia violae, межклетный гаплоидный мицелий и гаустории на нем; *2—4* — Erysiphe: *2* — начало развития гаустории, набухание клеточной стенки; *3* — развитая гаустория; *4* — гифа случайно оторвалась, в клеточной стенке заметна как бы воронка, через которую внутрь клетки врастала гаустория.

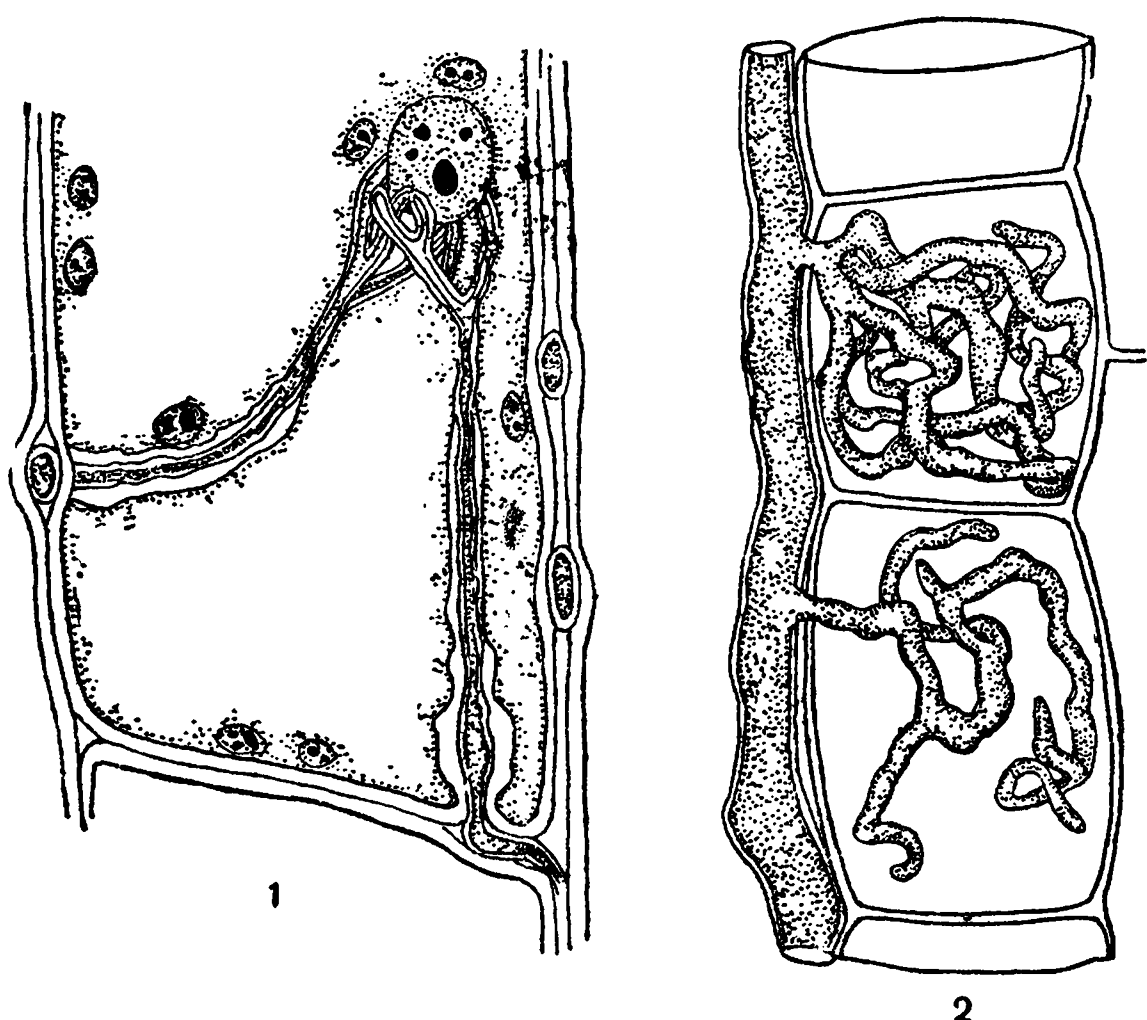


Рис. 47. Гаустории; *1* — Puccinia adoxae; *2* — Peronospora calotheca.

шееся в нее инородное тело, — влияние, которое отчасти может быть сравнено с явлениями агглютинации микробов в животной патологии[1]. Нередко наблюдается, что гаустория внутри клетки окружается целлюлозным чехлом, выделяемым около нее протоплазмой хозяина (рис. 47,*1*). Иногда бывает, что она так и не может выбраться из этого чехла и выводится с его помощью наружу с противоположной стороны клетки. В этом можно также видеть проявление защитной реакции со стороны клетки на вторжение в нее паразита.

Наличие гаусторий, а также те явления, которые указаны выше у Botrytis, Gloeosporium и др. (стр. 88), стирают резкую разницу между межклетным и внутриклетным мицелием. Кроме того, в некоторых случаях установлено, что межклетный или внутриклетный ход мицелия определяется условиями, в которых он находится. Так, Gibberella saubinetii на ослабленных растениях злаков идет преимущественно внутриклетно, а на сильных экземплярах — межклетно. То же наблюдается у Peronospora pulveracea на Helleborus: в мезофилле листьев ее мицелий межклетный, а в корневищах — внутриклетный.

Степень разрастания паразита. Большинство паразитных грибов имеет так называемый местный мицелий, ограниченный в своем разрастании несколькими сантиметрами и даже миллиметрами от места возникновения (места инфекции). Однако для некоторых эндопаразитов характерен так называемый диффузный мицелий, пронизывающий целые побеги и даже все растение.

Диффузный мицелий встречается лишь у истинных паразитов (у большинства Ustilaginales, некоторых Uredinales и Peronosporaceae) и развивается в результате заражения проростка или почки. Благодаря умеренному на первых порах действию паразита, характерному для истинного паразитизма (см. стр.93), он не препятствует развитию растения и разрастается вместе с его новообразующимися тканями.

Формально промежуточное положение между местным и диффузным мицелием занимает многолетний мицелий некоторых паразитов, развивающийся в многолетних органах и разрастающийся иногда на значительное пространство в них. Таковы, например, Gymnosporangium в стеблях можжевельника, Cronartium в стволах сосны, а также многие трутовики на стволах различных деревьев. У последних мицелий иногда разрастается в целые метры, как и в диффузном мицелии. Однако развитие его иное. Здесь заражаются уже взрослые органы, и мицелий внедряется от места инфекции в соседние ткани, бывшие раньше свободными от него, тогда как в настоящем диффузном мицелии мы имеем разрастание его вместе с новообразующимися тканями. Многолетний мицелий встречается не только у истинных паразитов, но и у факультативных сапрофитов, как у трутовиков.

Микоплазма. Согласно учению Эриксона некоторые особо высоко приспособленные паразитные грибы могут находиться в питающем растении не только в состоянии мицелия или, хотя бы голой и внутриклетной, но все-таки обособленной протоплазмы (у Myxochytridiales), но и в совершенно особом состоянии тесного смешения протоплазмы гриба и протоплазмы хозяина — своего рода раствора одной и другой. Эриксон называет это состояние микоплазмой. Это учение было развито им сначала по отношению к некоторым Uredinales, специально по отношению к ржавчинам на хлебных злаках в связи с затруднениями, какие встречаются в некоторых случаях для объяснения сохранения этих грибов из года в год. По мнению Эриксона, гриб передается здесь через семена злака, где он находится в состоянии микоплазмы. Такие семена нормально прорастают, но в молодых растениях, выросших из них, не обнаруживается мицелия. Лишь при достижении известного возраста в некоторых клетках такого растения начинается своего рода кристаллизация гриба из микроплазменного состояния. При этом сначала в клетках хозяина

[1] В противоположность гаусториям гифы внутриклетного мицелия при прохождении через полость живой клетки обыкновенно не изменяют характера своего роста. Повидимому, у них при их слабее выраженном паразитизме взаимоотношения с живой клеткой иные, и явления агглютинации не наступает.

появляются особые зернышки. Они вырастают затем в тонкие нити, прободающие изнутри стенку клетки хозяина, и из них развивается, наконец, межклетный мицелий, типичный для Uredinales (рис. 48). Теория микоплазмы, довольно маловероятная сама по себе, в данном случае объясняется, судя по всему, ошибочным истолкованием стадий развития внедряющейся в клетку гаустории в

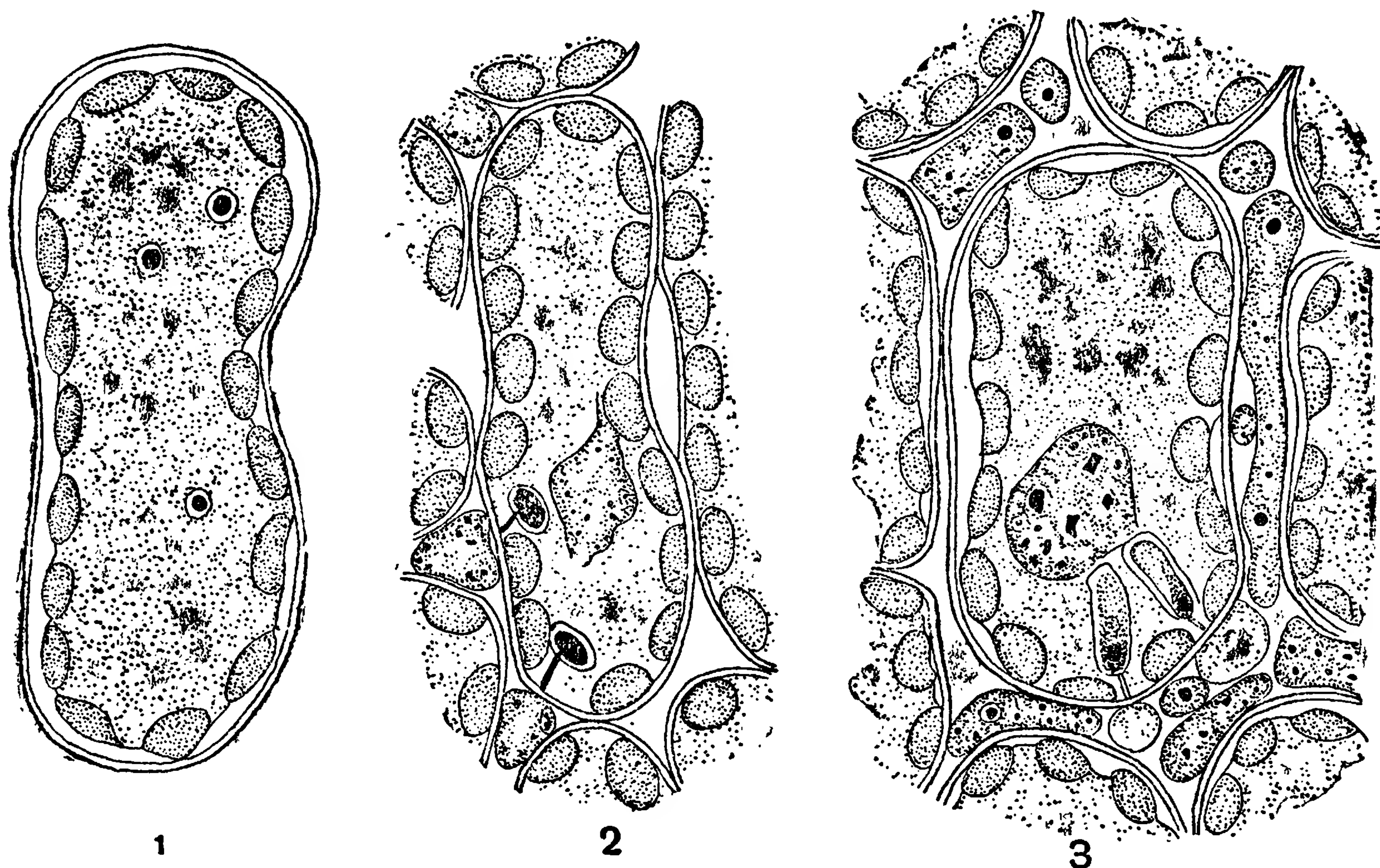


Рис. 48. Развитие ржавчинного гриба в клетках листа злака по Эриксону: *1* — ранняя стадия, в протоплазме клетки хозяина появилось несколько окрашивающихся телец; *2* — дальнейшая стадия, тельца начинают прорастать из клетки в межклетник; *3* — еще более поздняя стадия, в межклетниках видны уже гифы гриба.

обратном направлении как выхождение из клетки чего-то наружу. Сторонников теория Эриксона почти не имеет, хотя сам автор до конца жизни продолжал горячо отстаивать ее. В сравнительно недавнее время он распространил ее на некоторых Peronosporaceae, в том числе на Phytophthora infestans.

Способы инфекции для паразитов из разных групп весьма не одинаковы. На этих моментах придется остановиться поэтому еще в специальной части, здесь же можно ограничиться только некоторыми общими положениями. Инфекция у всех грибов за исключением Myxochytridiales производится в результате образования мицелия, который у эндопаразитов проникает внутрь ткани или через имеющиеся уже заранее отверстия, или проделывая себе новые. Для тех форм, которые паразитируют на молодых, покрытых эпидермисом частях растений, наиболее обычным путем проникания мицелия (так называемые ворота инфекции) являются устьица. Так, например, происходит дело при заражении эцидио-и уредоспорами у большинства ржавчинных грибов. При этом развившиеся из спор поверхностные гифы, дойдя до устьичного отверстия, дают над ним вздутие (аппрессория); от него вниз развивается затем тонкий отросток, проходящий сквозь устьичную щель и, достигнув дыхательной полости, вздувающийся на конце. Сюда переходят ядра из аппрессории и от него затем отходят обыкновенно сразу несколько ветвей, распространяющихся дальше по межклетникам (рис. 49,*б*). Таким образом, здесь, несмотря на наличие готового отверстия, развитие инфекции весьма напоминает то, что мы наблюдаем при образовании гаусторий. Еще больше это сходство в том случае, если гриб пробивает эпидермис своими гифами, как это характерно, например, для заражения базидиоспорами ржавчинных грибов. При этом происходит так же, как и при образовании гаусторий, взбухание подлежащей стенки эпидермиса и прободание ее тончайшим отростком гифы, который, достигнув клеточной полости, вздувается там (во вздутие переходит ядро) и даже иногда разрастается в лопастное образование, как бы зачаток внутриклетного ми-

целия. От него вниз образуются отростки, прободающие нижнюю стенку клетки и развивающиеся дальше в межклетные гифы (рис. 49, *1—5*).

Для паразитов, заражающих более старые органы, покрытые уже перидермой, воротами инфекции являются иногда чечевички (Nectria на коре деревьев, Phytophthora infestans на клубнях картофеля) и особенно поранения. Целый ряд трутовиков и других грибов, паразитирующих на стволах деревьев, причисляется к этой категории, так называемых паразитов ран (Wundparasiten). Повидимому, значение таких ран не только в том, что они представляют отвер-

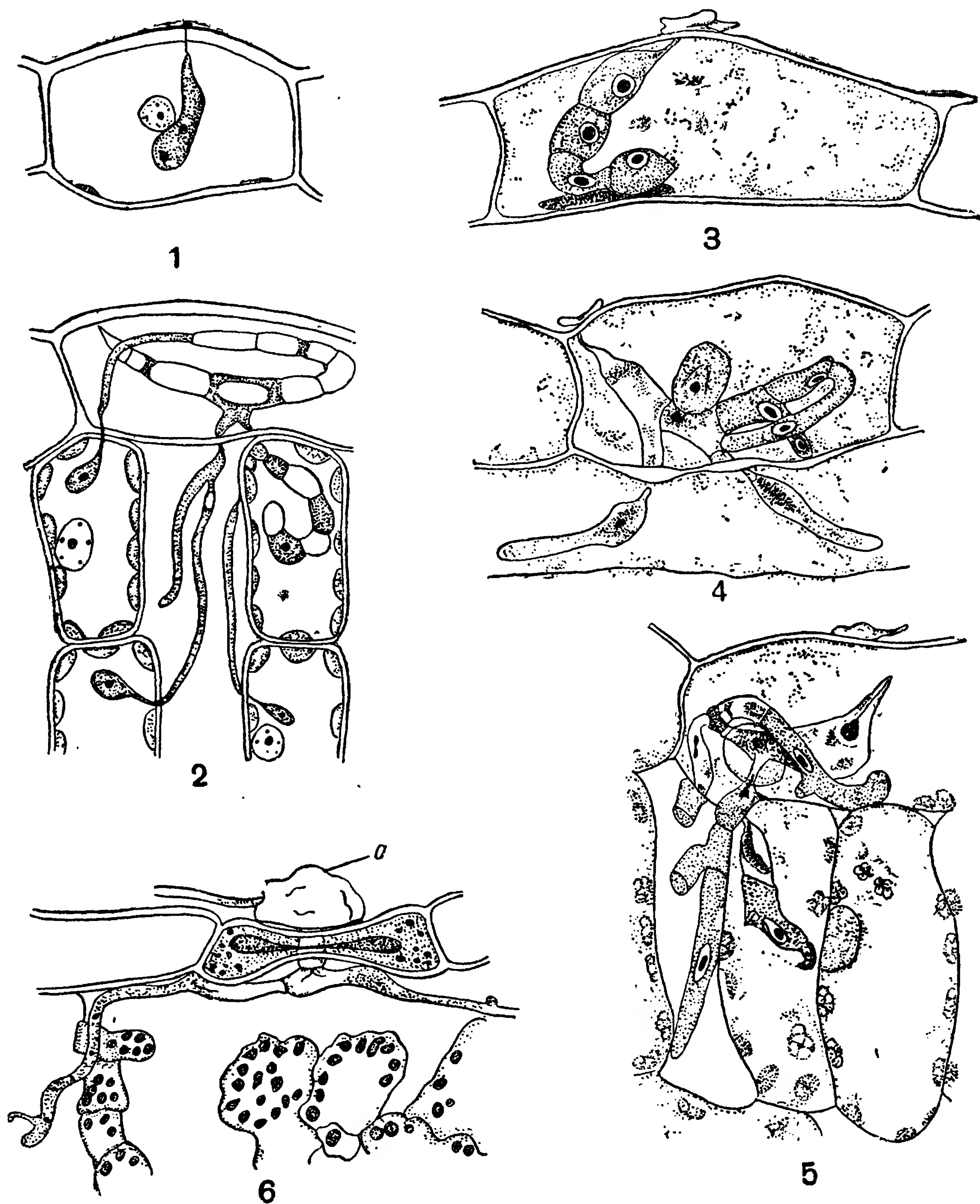


Рис. 49. Инфекционное проникание в лист растения мицелия ржавчинного гриба; *1—5* — инфекция базидиоспорой; проникание через клетку эпидермиса, где гаплоидный мицелий разрастается в многоклетную гифу и оттуда прорастает в межклетники (рис. 2 и 5); *6* — инфекция эцидиоспорой; диплоидный поверхностный мицелий образует над устьицем аппрессорию (а), и из нее через устьичную щель внутрь листа проникает инфекционная гифа, идущая по межклетникам.

стие в кроющей ткани, но и в том, что они содержат отмершую ткань, которая дает возможность грибу первое время развиваться сапрофитно. Мелкие поранения, наносимые, например, насекомыми, имеют значение и для таких грибов, которые развиваются на органах, покрытых только эпидермисом (например для Plasmopara viticola на ягодах винограда и др.). В большинстве случаев тот или иной способ инфекции характерен для данного паразита, но нередко имеются различия в пределах близких форм и даже у одного и того же вида. Кроме указанных уже различий в этом отношении между базидиоспорами и уредоспорами ржавчинных грибов, здесь можно указать еще на следующие примеры: Sclerotinia urnula на листьях брусники проходит, прободая эпидермис, а Scle-

rotinia ledi (S. heteroica) на голубике идет через устьица; Botrytis cinerea на сливе идет через устьица, а тот же гриб на вишне прободает эпидермис. Далее, целый ряд грибов, как Phytophthora infestans, Peronospora parasitica и др., могут проходить как тем, так и другим путем.

II. **Биология и физиология паразитизма.** Выше (стр. 87) было уже указано на различные степени паразитизма и переходы между ним и сапрофитизмом. Очевидно, что между этими категориями, представляющими разные ступени эволюции, идущей от сапрофитизма к паразитизму, не существует резких границ. Они сглаживаются еще и тем, что очень нередко в природе один и тот же гриб ведет смешанный образ жизни, например, начинает развитие как паразит, а кончает как сапрофит, или наоборот. К первому типу относятся, например, многие трутовики, которые развиваются сначала на живом дереве, но затем продолжают развитие и образуют плодовые тела уже на отмершем, иногда даже упавшем стволе, т. е. сапрофитно. Сюда же относятся очень многочисленные сумчатые грибы, начинающие свое развитие как паразиты на живых листьях и образующие здесь свои конидиальные спороношения, но дающие сумчатую стадию уже на опавших и даже перезимовавших листьях. Наоборот, некоторые другие грибы начинают свое развитие как сапрофиты и лишь потом проникают в живую ткань как паразиты. Сюда относятся особенно такие формы, паразитизм которых является случайным и мало выраженным, например Rhizopus на плодах и овощах, нередко Sclerotinia libertiana на овощах, Penicillium italicum на плодах цитрусовых и др. Обычно они начинают свое развитие от поврежденных теми или иными воздействиями клеток. Даже такие типичные паразиты, как головневые, известную часть своего цикла развития проходят в сапрофитном состоянии в почве, а некоторые из них в лабораторных сапрофитных условиях удавалось довести до полного завершения цикла.

В л и я н и е п а р а з и т а н а т к а н ь х о з я и н а. Так как истинные паразиты наиболее приспособлены к паразитным условиям, то естественно, что между ними и их хозяином наблюдается наибольшее соответствие. Факультативные сапрофиты и особенно факультативные паразиты, внедряясь в живую ткань растения, весьма быстро убивают ее своими выделениями, причем зона отмерших клеток часто идет впереди зоны разрастания мицелия, так что фактически гриб растет в мертвом субстрате. Это хорошо можно наблюдать, например, у Botrytis cinerea или Sclerotinia libertiana, паразитирующих на овощах. Наоборот, истинные паразиты, особенно наиболее приспособленные среди них облигатные, как Uredinales и Erysiphaceae, оказывают гораздо более умеренное действие. Здесь не только нет убивания клеток хозяина на известном расстоянии от мицелия, но даже непосредственное соприкосновение и внедрение гаустории не сказывается на них губительно. Мало того, при этом наблюдается как бы известное повышение их жизнедеятельности: более зеленая окраска хлорофилльных зерен, скопление ассимилятов и пр. Лишь позднее отношения меняются, и клетки хозяина начинают отмирать, что, в общем, совпадает с окончанием роста мицелия и началом спорообразования на нем. То, что мы имеем в данном явлении выражение взаимного соответствия между паразитом и хозяином, подтверждается еще и тем, что в случае заражения теми же облигатными паразитами не вполне соответствующих их специализации хозяев картина меняется. Происходит, как и в случае факультативного паразитизма, быстрое отмирание клеток хозяина, а за ними часто вскоре отмирает и гриб, не достигнув полного развития, так как он не может расти в мертвом субстрате.

Выражением того же соответствия между паразитом и хозяином является то, что истинные паразиты, как Uredinales и Erysiphaceae, лучше развиваются на здоровых хорошо упитанных растениях, тогда как факультативные паразиты особенно нападают на ослабленные растения, или такие части их, как плоды и овощи, которые сложены из клеток с ослабленной жизнедеятельностью, хотя и богатых питательными веществами. Такие паразиты нередко носят название паразитов ослабленных растений (Schwacheparasiten). Хорошим примером их

может служить Botrytis cinerea, часто встречающийся на различных вегетирующих растениях, плодах и овощах.

Специализация. То же явление соответствия между хозяином и паразитом отражает его специализация. Здесь можно установить следующее общее положение: истинные паразиты большей частью строго специализированы, поражая очень ограниченный круг растений, часто один только вид (монофаги); наоборот, факультативные сапрофиты, или факультативные паразиты, нередко очень мало разборчивы в выборе хозяев (полифаги). Например Botrytis cinerea может развиваться почти на любом травянистом растении, особенно находящемся в ослабленном состоянии. То же наблюдается для Pythium debaryanum. У Corticium vagum (Rhizoctonia repens) указано свыше двухсот хозяев; не меньше ста их указано для Thielavia basicola и пр.

С другой стороны, имеется не мало указаний на широкую полифагию (или плуриворность) и среди типичных паразитов из Erysiphaceae, Peronosporaceae или Uredinales (например для Erysiphe graminis — двести видов злаков, для Peronospora parasitica — около ста крестоцветных). Однако ближайшее исследование показало, что здесь это только кажущееся явление. Дело в том, что такие виды, установленные на основании морфологических признаков, являются на самом деле сборными, т. е. собранием более мелких систематических единиц или форм, каждая из которых обладает своим более ограниченным кругом поражаемых растений. У факультативных паразитов, как Botrytis cinerea и др., каждая из них имеет все-таки довольно широкий круг хозяев, так что здесь известная полифагия имеется, хотя и не в такой широкой степени, как для вида в целом; что же касается истинных паразитов, то здесь часто круг хозяев для данной формы оказывается ограниченным одним или немногими близкими видами, т. е. фактически вместо широкой полифагии мы имеем очень узкую специализацию и даже монофагию [1].

Мелкие систематические единицы паразитных грибов имеют в разных случаях не одинаковое значение. Например у Peronospora parasitica, согласно исследованиям Gäumann'а, установлено 57 различных мелких видов, которые отличаются не только способностью заражать то или иное растение, но и морфологически — величиной конидий; точнее, той вариационной кривой, какая получается от измерения большого количества спор гриба, развивающегося на том или ином растении. Такие формы, имеющие, кроме биологических, и некоторые, хотя и не крупные, морфологические отличия, называются морфолого-биологическими видами.

Если формы паразитного гриба, не отличаясь друг от друга морфологически, тем не менее резко различны по своей специализации, т. е. по способности заражать те или другие растения, то они обозначаются как биологические виды, species sorores или formae speciales (сокращенно: f. sp. с родительным падежом родового названия главного хозяина). Такие биологические виды в разных случаях имеют далеко не одинаковую по широте специализацию. Например, Protomyces macrosporus f. sp. aegopodii заражает не только виды Aegopodium, но и большое число других видов и родов зонтичных, тогда как f. sp. heraclei, f. sp. ligustici и другие ограничены в своей специализации только видами стоящих при их названиях родов Heracleum или Ligusticum. Особенно по-

---

[1] Наряду со строгой и большей частью узкой специализацией, свойственной большинству истинных паразитов, у некоторых из них наблюдается, что разные стадии развития резко различаются физиологически и приурочены к разным субстратам. Так, Ustilaginales в гаплоидной стадии — сапрофиты и паразитируют только в диплоидном состоянии. У Uredinales обе эти стадии — паразиты, но у многих приурочены к разным растениям. Последнее явление называется разнохозяйственностью, или гетерэцией. При этом каждая стадия сама по себе является вполне определенно специализированной. В качестве немногих примеров истинной полифагии среди них можно указать на Cronartium asclepiadeum и Puccinia isiacae. Первый в стадии уредо-телейтоспороношений поражает некоторых представителей различных семейств цветковых растений. То же отмечается у второго в эцидиальной стадии. Однако это явление не тождественно с неразборчивостью в выборе субстрата, так как например Cronartium, поражая Verbena teucriodes и Impatiens balsamina, не способен развиваться на близких к ним видах: Verbena officinalis и Impatiens parviflora.

дробно такие formae speciales изучены у ржавчинных грибов. Например у Puccinia graminis их установлено около десяти, обозначающихся по главному заражаемому растению: f. sp. tritici заражает пшеницу, но не заражает овес, рожь, ячмень, f. sp. secalis заражает рожь, слабо заражает пшеницу, и не заражает овес, f. sp. avenae заражает овес, но не заражает рожь, пшеницу и ячмень и т. д. То же установлено и у многих других паразитных грибов как из ржавчинных, так и из других групп.

Наконец, такие расы паразитов, которые отличаются своей специализацией по отношению не только к одному определенному виду хозяина, но даже к определенным сортам или линиям его, называются биологическими расами, или биотипами. Нередко отличие между ними сводится даже только к количественным отношениям: большей или меньшей степени заражения одного и того же сорта хозяина. Тем не менее эти мелкие отличия оказываются постоянными. Подобные же биотипы установлены, кроме многих истинных паразитов, как ржавчинные и головневые, также у факультативных сапрофитов, как Helminthosporium sativum, Fusarium lini, Gloeosporium lindemuthianum и др.

Нужно отметить, что соподчинение отмеченных систематических единиц: вид в широком смысле → морфолого-биологический вид → биологический вид, или forma speciali → биологическая раса, или биотип,— не является строго выдержанным и самые границы между этими понятиями нередко оказываются условными. Так, иногда среди биологических видов и биотипов наблюдаются отличия не только в отношении заражения тех или иных хозяев, но и в характере роста, культуре, цвете и размерах спор и др., т. е. некоторые морфологические отличия.

Биотипы особенно изучены у ржавчинных грибов, где работами Stakman и его учеников обнаружено очень большое количество их. Они обыкновенно обозначаются римскими цифрами. Таким образом, полное обозначение какой-нибудь линейной ржавчины на хлебах будет, например, следующим: Puccinia graminis, f. sp. tritici, XXX (в данном биологическом виде установлено больше 150 биотипов).

Указанные мелкие систематические единицы, кроме своего большого теоретического интереса, имеют очень важное практическое значение. Нередко они имеют характер географических форм, и их наличием объясняется разная заражаемость одного и того же сорта в разных странах. Занесение новых биотипов в данную местность может совершенно перевернуть те представления, которые здесь сложились относительно поражаемости или стойкости культивируемых здесь сортов (такие занесения отмечались неоднократно).

Представляет большой теоретический интерес вопрос о происхождении этих мелких систематических единиц, которые можно рассматривать как нарождающиеся новые виды. Согласно взглядам, которые господствовали до недавнего времени, фактором образования этих форм является постепенное приспособление в результате привычки к данному субстрату (их называли и называют часто и теперь привычными расами — Gewohnheitrassen). В пользу такого толкования приводится главным образом явление так называемых растений-мостов: если данная раса гриба, развивающаяся на виде А, не заражает вид В, то иногда такое заражение может быть проведено, если сначала спорами с вида А заразить вид С, занимающий в этом отношении промежуточное положение между А и В. Тогда споры, полученные на нем, можно затем перенести на В. Вид С в этом случае будет мостом между А и В. Согласно новейшим данным, главным образом Stakman и его учеников, такое постепенное приспособление не имеет на самом деле места. Если бы дело обстояло так, то мы обнаружили бы постепенность таких приспособлений, тогда как на самом деле биологические виды и биотипы удерживают свою специализацию. Не подтверждается и существование растений-мостов. Противоположные данные прежних авторов основаны, повидимому, на том, что они не отличали еще мелких систематических единиц и имели при своих опытах смешанные популяции разных форм паразита, из которых при переносе на подходящее растение отбирались бессознательно

Хозяин	Паразит	
	Название	Систематическое положение
Saprolegniaceae		
Achlya, Saprolegnia	Woronina polycystis, Rozella septigena, Olpidiopsis saprolegniae	Myxochytridiales
	Rhizidium, Rhizidiomyces	Mycochytridiales
	Pythium	Peronosporaceae
Mucoraceae		
Mucor, Absidia, Rhizopus	Piptocephalis, Parasitella,	Mucoraceae
Thamnidium	Syncephalis, Chaetocladium	
	Parasitella	
Pilobolus	Mortierella polycephala	
	Syncephalis	
Erysiphaceae		
Erysiphe	Cicinnobolus Cesatii	Sphaeropsidales
Sphaeriaceae		
Xylaria, Valsa, Cucurbitaria	Неск. видов Nectria	Hypocreales
Discomycetes		
Humaria, Peziza,	Melanospora	Sphaeriales
Spathularia, Helvella	Hypocrea aculeata	Hypocreales
Plectascales		
Elaphomyces	Cordyceps ophioglossoides, Cord. capitatus	Hypocreales
Uredinales		
Эцидии и уредо различных видов	Tuberculina, Verticillium	Hyphomycetales
	Darluca	Sphaeropsidales
Hymenomycetales		
Clavaria	Pleospora clavariarum	Plectascales
Hydnum	Sphaeria epimyces	Sphaeriales
Thelephora	Hypocrea parasitans	Hypocreales
Lactarius, Russula	Hypomyces lactifluorum, Hypomyces ochraceus	Hypocreales
	Nyctalis lycoperdoides, Nyctalis parasitica	Agaricaceae
Psalliota campestris	Mycogone—неск. видов (конидиальная стадия Hypomyces)	Hypocreales
Armillaria mellea и др.	Endomyces decipiens	Protascales
Clitocybe	Volvaria loveiana	Agaricaceae
Coprinus comatus	Stropharia epimyces	Agaricaceae
Boletus	Hypomyces chrysospermus	Hypocreales
Polyporus, Fomes	Hypomyces, Hypocrea, Melanospora	Hypocreales
Polyporus	Claudopus subdepluens	Agaricaceae
Различн. гименомицеты	Sporodinia grandis	Mucoraceae
Gasteromycetales		
Dictyophora	Hypocrea	Hypocreales
Scleroderma	Boletus parasiticus	Polyporaceae
	Hypomyces chrysospermus	Hypocreales
Melanogaster	Hypomyces chrysospermus	
Fungi imperfecti		
Botrytis, Isaria	Melanospora parasitica	Hypocreales

соответственные биотипы. По Stakman мелкие систематические единицы возникают сразу скачками в результате гибридизации или мутации. Ввиду широкого распространения у грибов гетероталлизма такая гибридизация вполне возможна, и в некоторых случаях удалось даже проследить ее результаты в условиях эксперимента. Что касается скачкового возникновения новых форм, то таковые неоднократно возникали в культуре тех или иных грибов и сохраняли в дальнейшем свои новые признаки. Эти признаки могут касаться как морфологических свойств, так и биологических, в том числе и способности заражать то или иное растение. Обычно такие вновь возникшие формы называются мутациями, однако необходимо отметить, что в большинстве случаев

их дальнейшее размножение происходило только бесполым путем и не было проведено через половой акт; поэтому нельзя ничего сказать о действительном наследовании вновь возникших свойств [1].

Грибы, паразитирующие на грибах. Эта группа заслуживает специального рассмотрения по своему, так сказать, двойному значению в микологии: и со стороны паразита, и со стороны питающего растения. Она довольно обширна и насчитывает несколько сот видов. К ним еще нужно присоединить весьма значительное число грибов, паразитирующих на лишайниках (несколько сот видов).

Примеры грибов, паразитирующих на грибах, сгруппированы в таблице на стр. 96.

Характер паразитизма перечисленных и других аналогичных форм выяснен в общем далеко не достаточно. Наряду с типичными паразитами здесь имеются и такие, паразитизм которых кажется более или менее случайным и которые нередко развиваются в природе уже на отмершем или ослабленном субстрате, например Sporodinia на шляпных гименомицетах или виды Hypomyces на плодовых телах трутовиков. Но даже и среди более типичных паразитов здесь мало строго специализированных и таких, которые не могли бы развиваться и в сапрофитных условиях, т. е. являлись бы облигатными паразитами (исключением здесь являются, может быть, представители хитридиевых, а также некоторые высшие формы, как Boletus parasiticus и др., условия культуры которых вообще не изучены).

Что касается морфологической стороны паразитизма грибов на грибах, то здесь можно обнаружить все обычные типы его: 1) внутриклетный, 2) межклетный, но с гаусториями, проникающими внутрь клеток хозяина, 3) исключительно межклетный. Примером первого (внутриклетного) паразитизма могут служить прежде всего представители Myxochytridiales, но он наблюдается кое-где и среди представителей более высоко развитых форм с настоящим мицелием, например у Cicinnobolus, паразитирующего на Erysiphaceae. Его тонкий мицелий распространяется внутри более толстых гиф хозяина, пронизывая их вдоль, а пикниды образуются внутри его конидии. Примером второго типа (мицелий наружный, но с гаусториями) могут служить Piptocephalis и Syncephalis, паразитирующие на мукоровых. Что касается третьего типа, то сюда относится, повидимому, огромное большинство рассматриваемых форм. Они совсем не проникают внутрь питающих их клеток, а только более плотно прикладываются к некоторым. Иногда для этого развиваются особые короткие ветви, отличающиеся более густым содержимым. Их можно назвать наружными гаусториями, или аппрессориями (например Melanospora didymariae, паразитирующая на плодовых телах дискомицетов).

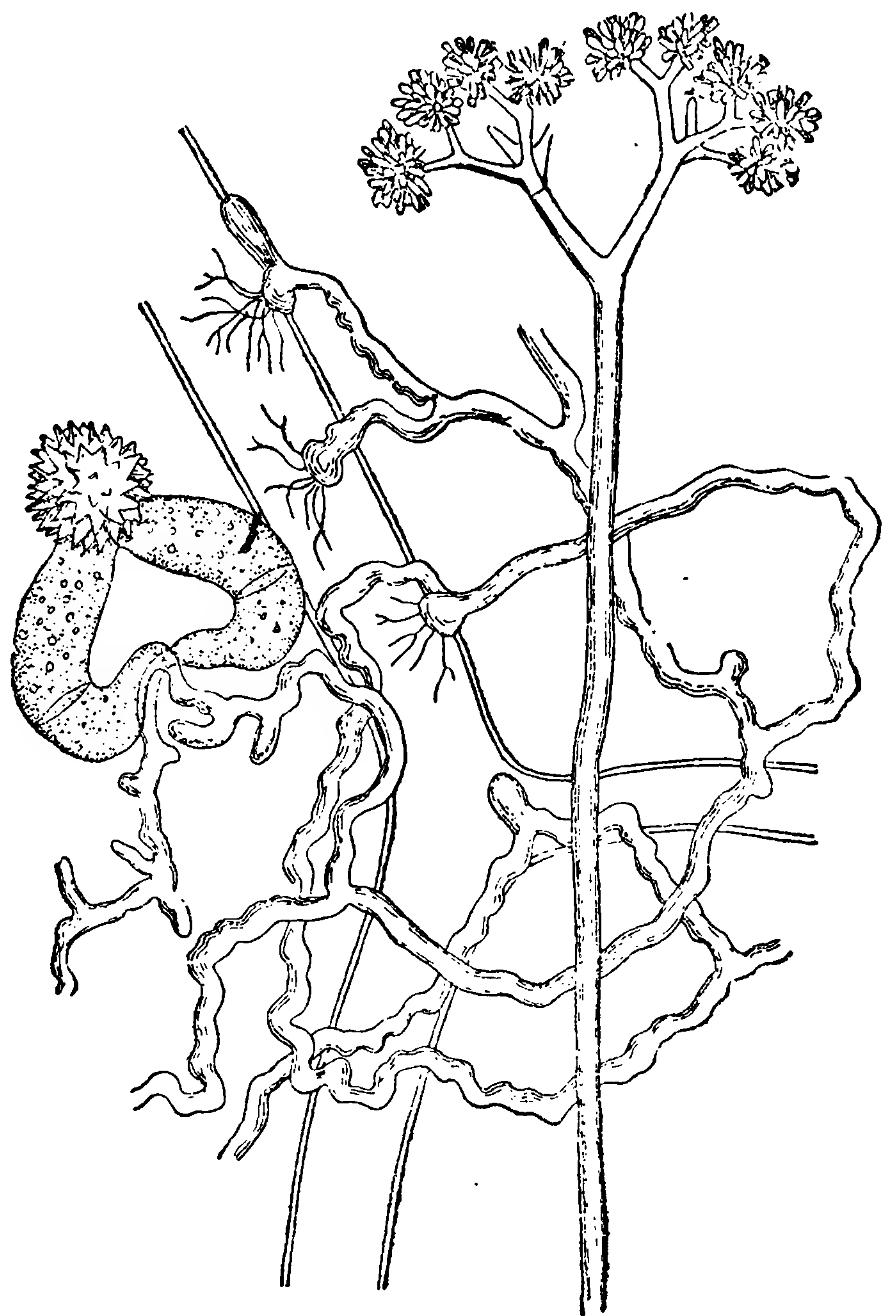


Рис. 50. Piptocephalis, паразитирующий на гифе мукора; справа бесполое спороношение, слева — зигота.

Наилучше изучены и представляют

[1] Хорошую сводку многочисленных работ Stakman и его школы о мелких формах у паразитных грибов можно найти в его статье Racial specialisation in plant disease fungi. Lectures on Plant Pathology and Physiology in Relation to Man, Philadelphia, 1926—1927, а также Stakman и др., Bestimmung der physiol. Rassen pflanzen-pathogener Pilze, Nova Acta Leopoldiana, v. 3, № 13 (1935).

наибольший интерес те представители мукоровых, которые паразитируют на мукоровых же. Любопытен уже самый факт паразитизма на близко родственных формах, а кроме того, здесь имеется еще ряд интересных черт большого общебиологического значения. У Piptocephalis, Syncephalis, Mortierella гифа паразита плотно прикладывается к телу хозяина, вздувается в этом месте и пускает внутрь тонкие гаустории (рис. 50). Таким образом, здесь наблюдается обычная картина, характерная для паразитных грибов. Она иная у Chaetocladium и Parasitella. Их гифы возбуждают находящиеся поблизости гифы хозяина к усиленному ветвлению и изменению направления роста в свою сторону. Получается впечатление, что хозяин как бы ищет своего паразита. Когда произойдет соприкосновение между ними, то кончик гифы паразита плотно приклеивается к какому-нибудь разветвлению хозяина и отделяется здесь перегородкой в качестве самостоятельной многоядерной клетки (она называется «насасывающей клеткой», Schröpfkopfzelle). Вскоре перегородка между ней и гифой хозяина растворяется, а протоплазма и ядра хозяина заходят в «насасывающую клетку». При этом последняя начинает разрастаться, дает мешковидные выросты, и в ней скопляются значительные количества запасных питательных веществ. Очевидно, в дальнейшем они передаются на питание гиф паразита, так как насасывающая клетка пустеет, а паразит начинает усиленно расти и развивает спороносцы (рис. 51). Особенностью Parasitella является то, что здесь, кроме отделения конечной клетки паразита, после ее слияния с гифой хозяина, отделяется еще вторая непосредственно вышележащая клетка, скопляющая особенно обильно запасные вещества (поступающие в нее из разрастающейся «насасывающей клетки»). Она имеет по внешнему виду известное сходство с зиготой мукоровых.

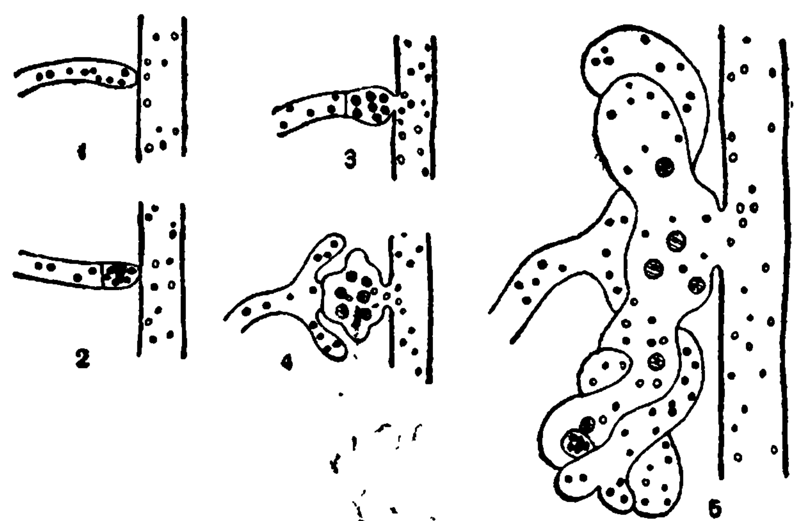


Рис. 51. Схема паразитизма Chaetocladium на гифе Mucor. Ядра Chaetocladium изображены темными, ядра Mucor — светлыми. *1—5* — последовательные стадии от соприкосновения *(1)* до разрастания клетки, произошедшей из слияния Chaetocladium и Mucor *(5)*; более крупные темные ядра в ней принадлежат Chaetocladium, мелкие светлые — Mucor.

Chaetocladium и Parasitella, как и большинство мукоровых, гетероталличны. При этом наблюдается преимущественный выбор хозяина противоположного пола. Так, Parasitella (+) паразитирует преимущественно на Absidia (—), а Parasitella (—) на Absidia (+). Правда, эта специализация здесь не абсолютна, но во всяком случае известное предпочтение в указанном направлении имеется. Это обстоятельство, а также известные морфологические черты, как слияние паразита с хозяином, сопровождающееся смешением их протоплазм и др., дает основание видеть здесь как бы своего рода попытку к гибридному оплодотворению (Burgeff, 1924). Если принять теорию Данжара, согласно которой половое слияние у низших организмов возникло из взаимного поедания на почве голодания, то явления, наблюдаемые у Chaetocladium и Parasitella, приобретают особый интерес как стоящие в известных отношениях на границе между процессами паразитного питания и оплодотворения.

СИМБИОЗ

Как было указано выше, симбиоз тесно примыкает по происхождению к паразитизму, но отличается от него более уравновешенным балансом между обоими сожителями, так что в результате его может получать известные преимущества не только гриб, как бывший паразит, но и соединенное с ним растение. Поэтому такое сожительство в некоторых случаях могло закрепиться и сделаться обязательным для последнего, как это имеет место, например, у орхидных, где каждое растение, развивающееся в природе, обязательно имеет

микоризу, т. е. содержит гриб в своих тканях. Подобно исходному для него паразитизму симбиоз грибов имеет место главным образом с растениями. Здесь широкими примерами его являются лишайники и микоризы.

Лишайники представляют, так сказать, организмы второго порядка, образованные симбиозом гриба и водоросли. У большинства и притом наиболее совершенных лишайников главная масса их вегетативного тела образована грибом, который растет здесь не в виде рыхлого мицелия из свободных гиф, а благодаря переплетению их образует более плотные ткани. Внутри их между гифами помещаются водоросли, носящие здесь название гонидий.

Огромное большинство лишайников образовано сумчатыми грибами, и лишь под тропиками известно несколько видов базидиальных лишайников. Сожительство для лишайниковых грибов большей частью обязательно, и в свободном состоянии в природе они не встречаются [1]. Даже и в культуре в лабораторной обстановке они растут крайне медленно, развивая только слабый мицелий. Однако Werner (1927) получил довольно хорошие чистые культуры грибов из некоторых видов наших лишайников (сумчатых). Они развивали здесь талломы, напоминающие и по внешности и по анатомическому строению талломы соответственных лишайников. Очевидно, такой характер роста сделался здесь наследственным, так как проявляется и без присутствия другого симбионта (водоросли).

Вопрос о характере взаимоотношений между грибом и водорослью в лишайниках имеет обширную литературу и трактуется разными авторами различно. Одни видят здесь мутуализм, или мутуалистический симбиоз, т. е. такое гармоническое сожительство между двумя организмами, когда между ними довольно точно установилось разделение труда и они обмениваются только взаимно услугами: водоросль вырабатывает органические вещества, в частности углеводы, и отдает часть их грибу, получая от него взамен воду, минеральные соли и, может быть, азотистые органические вещества, а также помещение и защиту от высыхания и излишней инсоляции. Однако такое безобидное сожительство в его чистом виде вряд ли вообще возможно в природе, где, наоборот, всегда имеют место конкуренция и борьба. Она наблюдается и в лишайниках. Иногда гифы гриба не просто оплетают находящиеся среди них клетки водоросли, но образуют гаустории, внедряющиеся внутрь их. Таким образом, в этих случаях имеется паразитизм гриба, и водоросль отмирает. С другой стороны, гриб может питаться и сапрофитно на счет остатков водоросли, отмершей от каких-либо иных причин. На основании такого рода явлений некоторые авторы определяют отношения в лишайнике как отчасти сапрофитизм, отчасти паразитизм гриба на водоросли. А. А. Еленкин, отмечая, что отношения между грибом и водорослью меняются в зависимости от внешних условий, определяет их как подвижное равновесие. Однако при этом недостаточно принимается во внимание, что развитие определяется не только воздействием внешних условий, но и обусловливается наследственными особенностями организмов и всей их историей. Несомненно, что в лишайнике нужно признать и борьбу симбионтов, и влияние на ход ее внешних условий, но вместе с тем необходимо иметь в виду, что эта борьба прошла через длинный филогенез и так уравновесилась, что в ней находят сносные условия существования и сохранения вида не только гриб, как в общем более активный и сильный сожитель, но и водоросль. Эти два организма с противоположными свойствами (гетеротрофность одного и автотрофность другого), взаимно проникая друг в друга и находясь во взаимной борьбе, образуют на ее почве новый комплексный организм, обладающий новыми свойствами: более сложным строением и приспособляемостью к таким условиям существования, которые недоступны ни одному из слагающих его компонентов в отдельности (например на голых скалах). В самое последнее время Генкель обнаружил интересное явление, по-новому освещающее некоторые стороны лишайникового симбиоза. Оказалось, что в

[1] Исключением являются базидиальные лишайники, гриб которых, принадлежащий к роду Thelephora, встречается и свободно.

состав исследованных им нескольких видов наших лишайников, кроме гриба и водоросли, входит еще бактерия Azotobacter, обладающая способностью при наличии углеродистого органического питания усваивать элементарный азот. Таким образом, здесь имеются три разнородных по своим физиологическим функциям организма: водоросль с ее способностью фотосинтеза, но нуждающаяся в связанном азоте; бактерия, связывающая азот, но нуждающаяся в органическом углеродистом питании; наконец, гриб, не обладающий ни фотосинтезом, ни усвоением свободного азота, но благодаря своим разветвленным гифам могущий черпать воду вместе с минеральными, а может быть, отчасти и органическими веществами. Благодаря такому тройному сожительству целое (лишайник) получает большую независимость и приспособленность к тем, в общем бесплодным субстратам, на которых развиваются лишайники. С этой точки зрения нуждаются в пересмотре и уточнении вопросы о физиологических взаимоотношениях трех указанных компонентов.

Микориза. Под этим названием, введенным Frank (1885), известны соединения мицелия гриба с корнями высшего растения, причем последние при этом меняют более или менее характер своего роста, ветвления и анатомического строения. Микоризы очень широко распространены среди самых различных групп высших растений как семенных, так и архегониальных и, возможно, встречаются у большинства видов. Повидимому, совершенно лишены микориз представители Cruciferae, Polygonaceae, Cyperaceae, Equisetaceae. Среди других для некоторых образование микориз является обязательным (Orchidaceae, Ericaceae), а для большинства лишь факультативным, но все-таки и среди последних у некоторых, как у большинства наших лесных деревьев и многих преимущественно многолетних трав, микориза встречается особенно часто — в большинстве случаев. Разделяя растения по экологическим условиям, можно отметить, что микоризы всегда отсутствуют у водных растений и, наоборот, особенно широко распространены среди тех, которые растут на почвах, богатых гумусом. Далее, можно указать, что микоризы сравнительно редки у однолетних травянистых растений и часты у многолетних.

По строению различают эндотрофные и эктотрофные микоризы. У первых мицелий гриба распространен главным образом внутри тканей (в коровой паренхиме) и мало или даже в некоторых случаях совсем не выходит наружу. Корни при этом несут нормальные корневые волоски. У вторых мицелий оплетает корень снаружи, образуя около него как бы чехол грибной ткани с многочисленными свободными гифами, отходящими в почву. Собственных корневых волосков корень при этом не развивает. Переходом между этими двумя типами является так называемая экто-эндотрофная микориза, наблюдаемая, например, у наших берез и осин. Грибные гифы в ней не только густо оплетают корень снаружи, но и дают обильные ветви, проникающие внутрь в коровую паренхиму [1]. Мицелий как типичной эндотрофной, так и экто-эндотрофной микоризы идет отчасти межклетно, отчасти внутриклетно. И тот, и другой в своих внутриклетных частях образуют нередко густые клубки гиф или в других случаях — разветвления, напоминающие гаустории. Самые клетки корня при этом обыкновенно остаются живыми, и в некоторых из них, преимущественно более глубоко расположенных коровых клетках, наблюдается отмирание и растворение этих клубков мицелия. Это явление напоминает внутриклетное переваривание и часто сравнивается с фагоцитозом у животных (переваривание микробов внутри лейкоцитов).

Типичная эндотрофная микориза свойственна, например, всем орхидным (за единственным, может быть, исключением Wullschlaegelia aphylla, совершенно лишенной микоризы). Присутствие гриба здесь является обязательным, осо-

---

[1] Как показал главным образом Melin, этот тип, распространенный у наших лесных деревьев, и вообще наиболее обычен, так что возможно, что такая микориза, где гриб совершенно не проникал бы внутрь тканей, представляет редкое исключение.

бенно в молодых стадиях, а семена без инфекции их, как правило, совсем не прорастают [1] (рис. 52). Также обязательна эндотрофная микориза у представителей семейства Ericaceae. В подробностях она несколько отличается от того, что наблюдается у орхидных: она сосредоточена здесь главным образом в самых наружных эпидермальных клетках корня, где также образуются клубки, но переваривание их не наблюдается. Для ряда форм (Calluna, Andromeda, Vaccinium и др.) указывается, что гриб заражает самые семена уже в завязи. Таким образом, для их прорастания не требуется инфекции со стороны, что для орхидных, наоборот, является необходимым. Если искусственно освободить семена Calluna vulgaris от гриба, то хотя они и прорастают, но дальше нормального развития проростков не происходит (Rayner, 1915, 1929). Однако Knudson (1929) удалось получить нормальное развитие Calluna vulgaris в стерильных условиях [2].

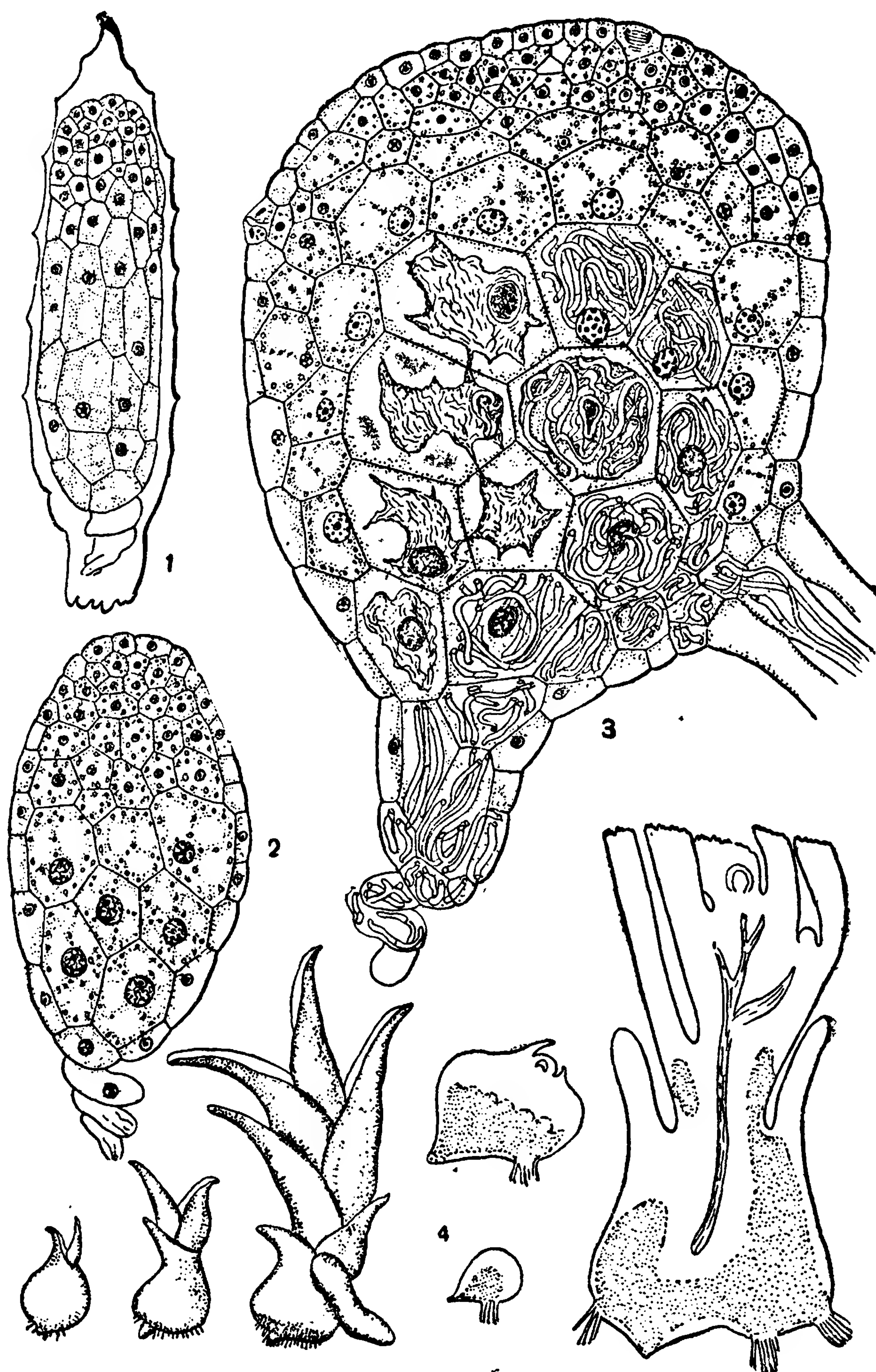


Рис. 52. Прорастание семени и развитие орхидеи Odontoglossum: *1* — семя до прорастания; *2* — набухание семени; *3* — инфекция его грибом Rhizoctonia; *4* — последовательные стадии развития молодого растения, слева цельные, справа в разрезе; точками обозначена область, занятая грибом.

Эндотрофная микориза встречается также у отдельных представителей самых разнообразных семейств цветковых растений (например у Triticum, Zea, Paris, Allium, Arum, Solanum, Nicotiana, Beta, Euphorbia и многих других). Ее присутствие не является здесь обязательным, и строение значительно отличается от вышеописанных. Во-первых, грибной мицелий здесь, как правило, неклеточный, тогда как у орхидных и вересковых он многоклеточный, во вторых, он идет в более значительной части по межклетникам, в-третьих, внутриклетные его части дают не клубки, а древовидные разветвления в виде гаусторий (так называемые а р б у с к у л и — рис. 53) или на концах нередко пузыревидно вздуваются (так называемые с п о р а н г и о л и [3]).

[1] Knudson (1924—1925) получил прорастание семян и дальнейшее нормальное развитие ряда орхидных без гриба при культуре на субстратах со значительным содержанием органических веществ.

[2] В некоторых новейших работах данные о зараженности еще в завязи семян видов Vaccinium и других Ericaceae, принадлежащие Rayner, отрицаются (Freisleben, 1934).

[3] Согласно исследованиям итальянского ученого Peyronel (1922, 1923, 1924) у многих травянистых растений микориза одновременно содержит два различных гриба: один, подобный описанному — неклеточный с арбускулями и спорангиолями и другой — подобный грибу орхидных, с многоклетными гифами и образованием внутриклетных клубков, которые потом перевариваются в клетках.

Что касается, наконец, эктотрофной (и экто-эндотрофной) микоризы, то она представлена весьма типично у большинства, если не у всех, древесных пород, хотя и не является здесь безусловно обязательной.

Гриб в этом случае оплетает кончики корней, как бы чехлом, побуждая их вместе с тем к усиленному коралловидному ветвлению (рис. 54). Наружные гифы указанного чехла свободно распространяются в почве, как бы заменяя отсутствующие здесь корневые волоски (рис. 54, *3*, *4*). Иногда при усиленном росте корня он разрывает на вершине грибной чехол и дальше растет свободно (рис. 54, *2*, *3*). Анатомическое изучение микоризы наших древесных пород показывает ее экто-эндотрофный характер. Грибные гифы проникают между наружными клетками корня, особенно между клетками экзодермы, которые при этом значительно вытягиваются в радиальном направлении. Преимущественно однослойное грибное сплетение между этими и глубже лежащими клетками называется «сетью Гартига» (рис. 55). Кроме межклеточного распространения, гифы проникают в самые клетки. При этом одни из них имеют вид толстых мешков, повидимому, богатых питательными материалами, а другие — более тонкие и разветвленные. Они образуют клубни и нередко перевариваются в глубжележащих клетках.

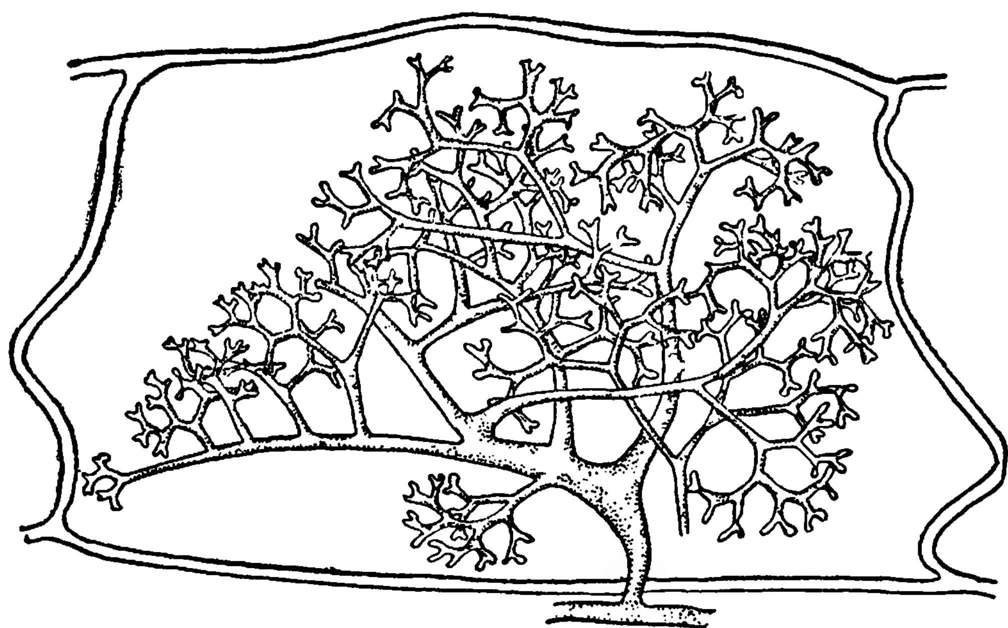


Рис. 53. Арбускули в клетке корня Sequoia.

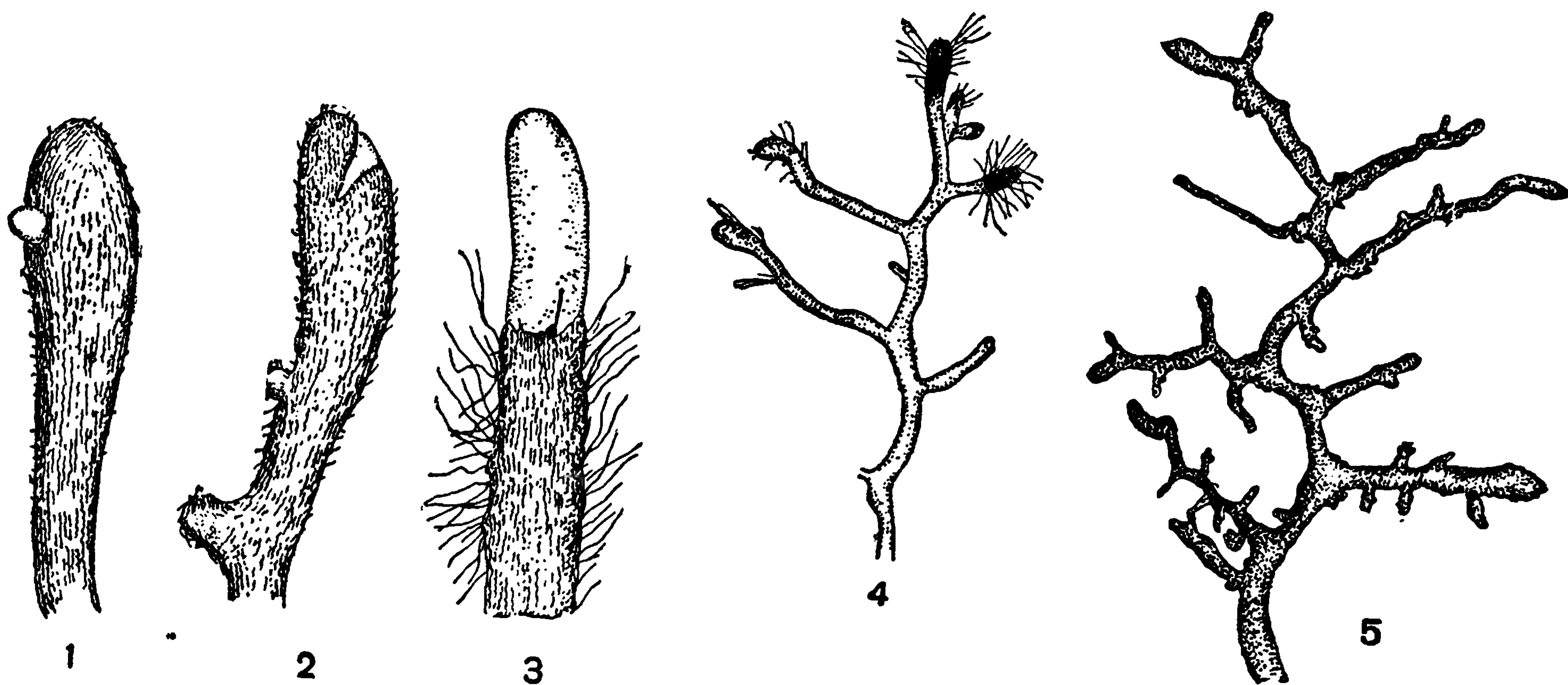


Рис. 54. *1—3* — Микориза сосны; освобождение растущего кончика корня от грибного чехла; *4* — микориза ольхи; *5* — микориза березы.

Грибы, находящиеся в микоризе, не образуют каких-либо органов размножения, по которым можно было бы непосредственно определить их систематическое положение. Для идентификации приходится поэтому прибегать здесь к косвенным и иногда сложным путям. Иногда уже прямое наблюдение в природе, показывающее постоянное нахождение данного вида гриба в ближайшем соседстве с данным высшим растением, имеющим микоризу, дает основание предполагать, что как раз между ними и существуют симбиотические микоризные соотношения. Более надежным является установление органической связи между микоризой и почвенным мицелием, образующим те или иные органы спороношения. Этот способ особенно применим и применяется по отношению к грибам с крупными плодовыми телами, как гименомицеты или трюфелевые. Однако и здесь он оказывается далеко не всегда осуществимым, так как проследить мицелий между частицами почвы — дело далеко не простое. Вернее

может вести к цели изолирование гриба из самой микоризы и изучение его в чистой культуре. Это было проделано планомерно в широком масштабе сначала Noel Bernard (1909) для микоризы орхидных, а затем многими другими авторами для других микориз. К сожалению, найденные грибы далеко не всегда дают в культуре органы спороношения, так что и здесь их точная идентификация трудна и даже иногда невозможна. Поэтому приходится применять еще

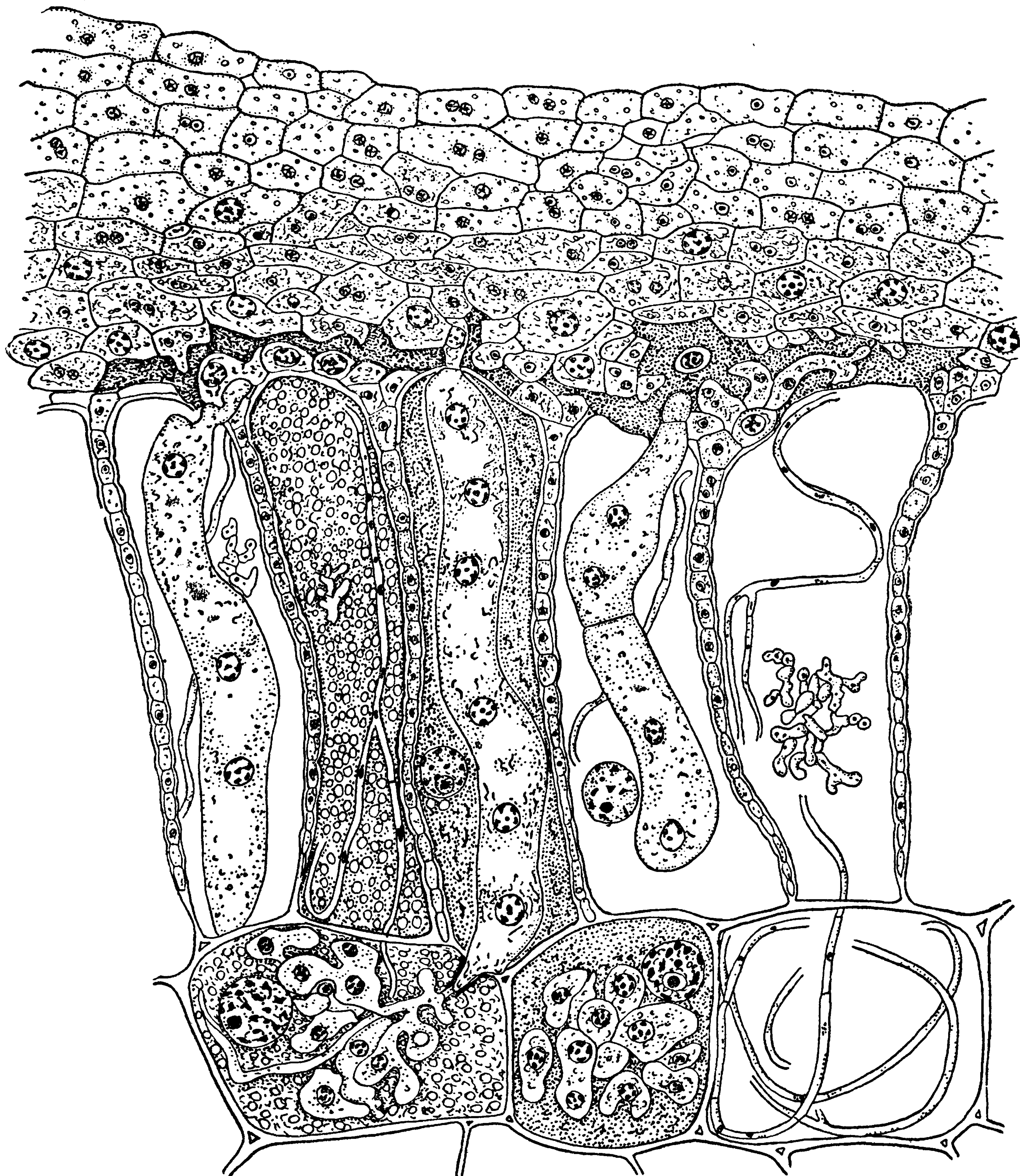


Рис. 55. Часть продольного разреза через микоризу березы.

другой способ: синтез микоризы из чистой культуры определенного гриба и стерильно выращенного высшего растения. В этом направлении работал с хорошими результатами особенно Melin (1921 до 1925). В результате весьма многочисленных наблюдений и опытов такого рода выясняется следующее: грибы орхидных в культуре обнаруживают большое сходство с грибом, весьма распространенным как в свободном состоянии, так и в виде паразита и известным под названием Rhizoctonia[1] (рис. 58). У японской бесхлорофилльной орхидеи Gast-

[1] Под этим названием известно также бесплодное состояние базидиального гриба Hypochnus (Corticium). Относительно Rhizoctonia орхидных такой связи с высшим спороношением не установлено, поэтому некоторые авторы (Burgeff) заменяют для микоризообразователя орхидных название Rhizoctonia нейтральным Orchemyces.

rodia elata микоризным симбионтом оказался опенок (Armillaria mellea) У Ericaceae и Pirolaceae в образовании микоризы принимают участие грибы, которые дают в культуре спороношения и оказываются принадлежащими к роду Phoma (из Fungi imperfecti, Sphaeropsidales), который вообще очень распространен как в сапрофитных, так и в паразитных условиях Систематическое положение неклеточного мицелия в эндотрофных микоризах многих других растений остается неясным Предполагают, что он принадлежит к фикомицетам, а Peyronel сближает его с Endogone В случае двойной инфекции вторым симбионтом считается также Rhizoctonia

В образовании эктотрофной (и экто эндотрофной) микоризы древесных пород принимают участие весьма многие грибы, главным образом из гименомицетов, особенно из семейства Agariaceae, а также роды Boletus, Hydnum и некоторые другие Кроме того, здесь могут играть роль многие подземные грибы, как, например, Scleroderma, Tuber, Elaphomyces, Terfezia

Интересен вопрос о специализации этих грибных симбионтов, т е поскольку они привязаны к определенному растению или могут давать микоризу с различными представителями их Относительно Rhizoctonia орхидных и Phoma вересковых и грушанковых такая специализация установлена Гриб, выделенный из одного какого нибудь вида, способен заражать обык-

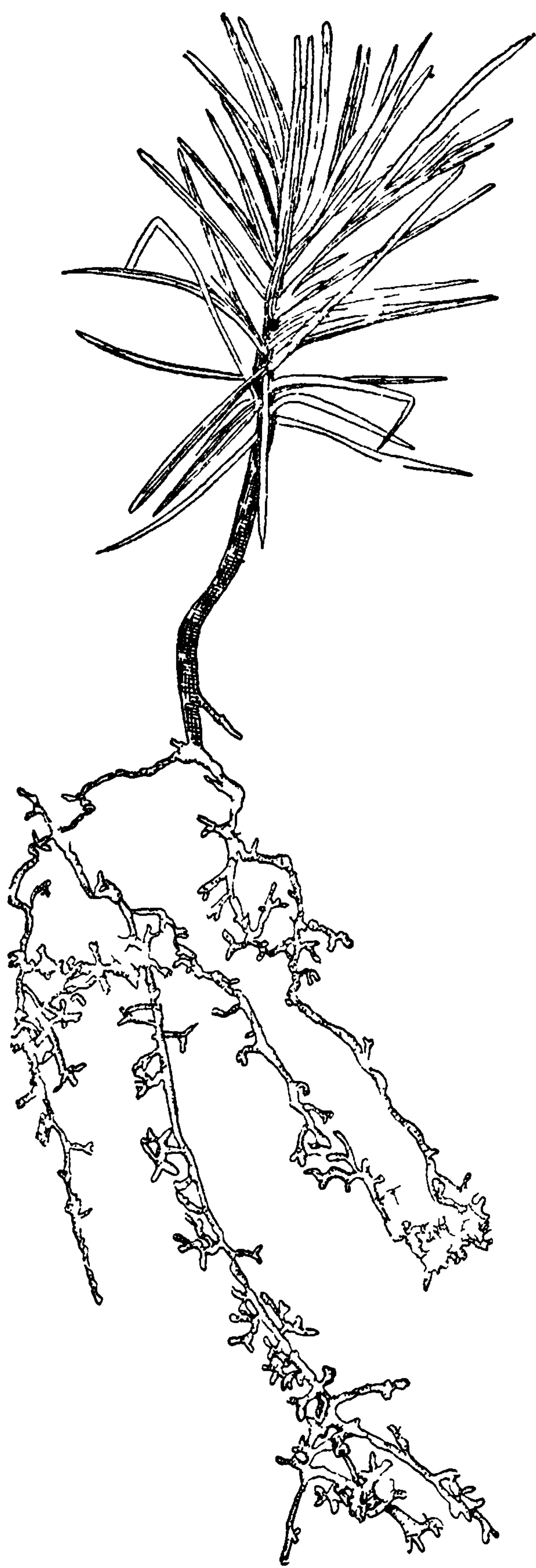


Рис 56 Сеянец сосны с микоризой

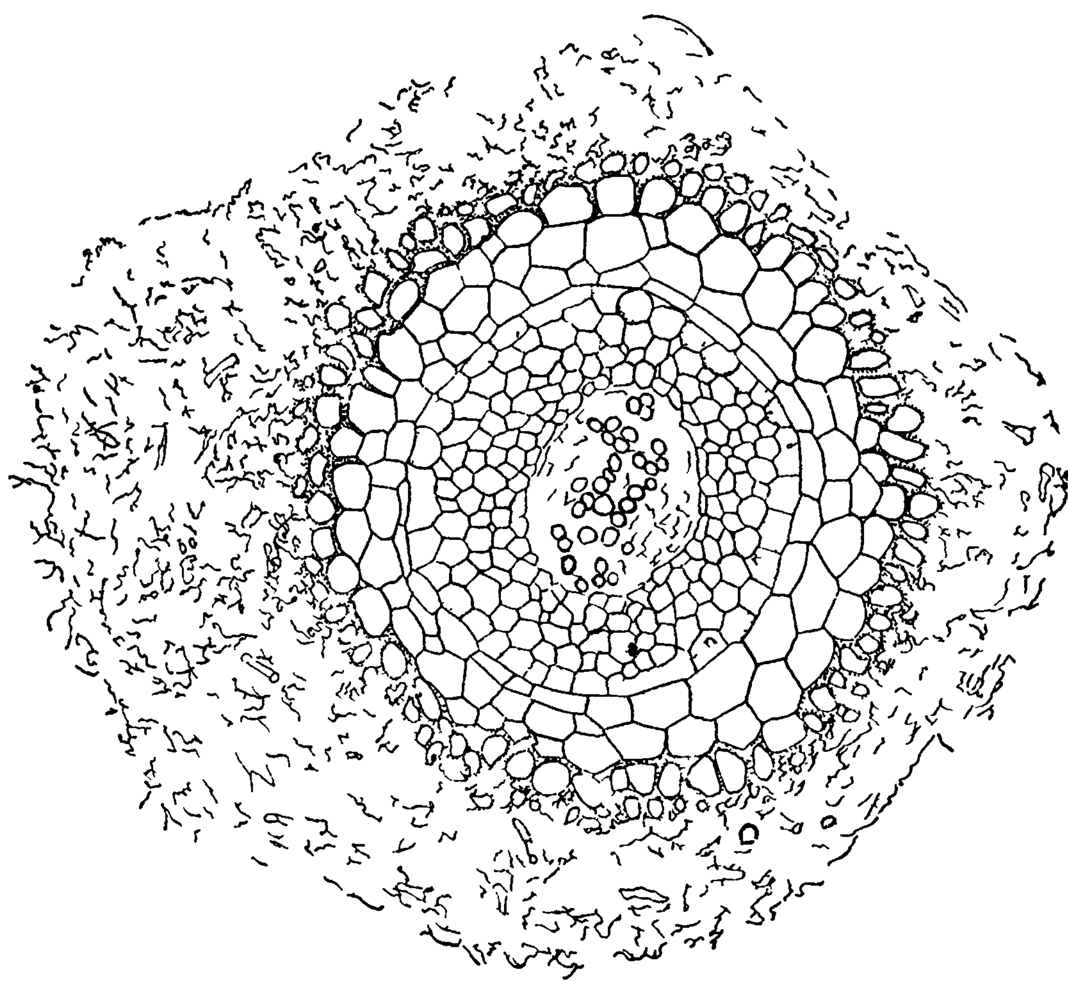
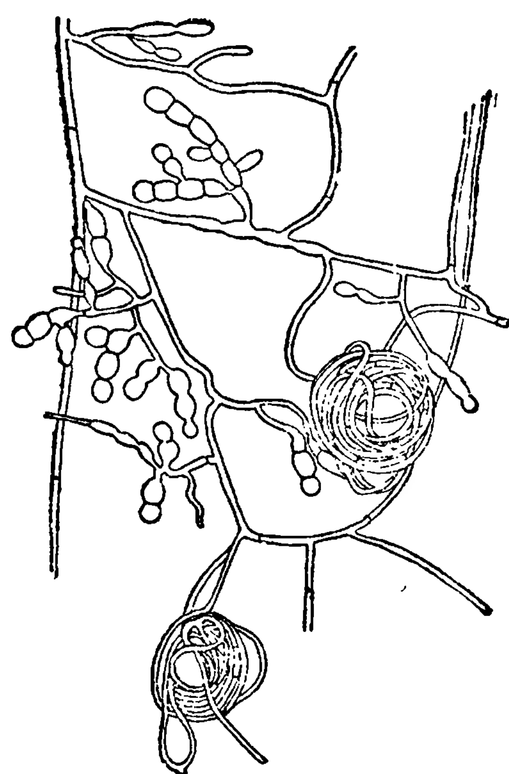


Рис 57 Поперечный разрез корня сосны с микоризой

новенно только тот же самый или близкие к нему виды и не действует на другие Микоризы древесных пород оказываются гораздо менее специализированными Например у бука микориза может быть образована 12 различными гименомицетами и, кроме того, еще гастеромицетом, Scleroderma vulgare То же у березы, лещины и многих других С другой стороны, один и тот же гриб может давать микоризу с разными деревьями, например, Amanita muscaria — со многими лиственными и хвойными деревьями Большую специализацию здесь показывают некоторые виды Boletus, особенно Boletus elegans, связанный исключительно с лиственницей Также значительную специализацию имеет, повидимому, масленок (Boletus granulatus, B luteus) — с сосной,

подберезовик (Boletus scaber) — главным образом с березой, и некоторые другие. Меньшим специалистом является, повидимому, рыжик (Lactarius deliciosus), связанный с елью, сосной, пихтой и лиственницей.

Относительно **физиологического характера взаимоотношений** между обоими компонентами в микоризе так же, как и относительно лишайников, высказываются разные мнения. Несомненно, что и здесь существует борьба, и исход ее нередко определяется внешними условиями. Иногда микоризный гриб берет в ней перевес и как настоящий паразит убивает корень. С другой стороны, в некоторых клетках корня происходит переваривание гриба, а иногда оно доходит и до полного его уничтожения и освобождения корня от его сожителя. Однако и здесь, как в лишайниках, благодаря длинной истории совместной жизни оба компонента так взаимно приспособились друг к другу, что их сожительство в некоторых случаях сделалось для них обязательным (облигатная микориза), и в нем получает известные преимущества для сохранения вида не только гриб, но и несущее его растение.


Рис. 58. Микоризный гриб орхидных (Rhizoctonia repens) из чистой культуры.

В свое время Шталем (1900) была высказана гипотеза о связи микоризообразования с транспирацией. Сущность ее заключается в следующем: перегнойные почвы, где особенно распространены микоризы, населены также огромным количеством микроорганизмов, в том числе и грибов. Поэтому возникает большая конкуренция между корнями высших растений и почвенными грибами в первую очередь из-за воды и минеральных веществ. В этих случаях эктотрофная микориза с мощно развитой системой отходящих от нее свободных гиф повышает поглощающую способность корня у тех растений, собственная корневая система которых развита недостаточно совершенно, и дает этим возможность выдерживать указанную конкуренцию. Однако и при этих условиях поглощающая способность таких растений остается, повидимому, пониженной, так же как и транспирация их. В связи с этим микоризные растения содержат сравнительно мало зольных веществ (в среднем около 5% по Шталю). Наоборот, другие растения, растущие на тех же гумусовых почвах, но обладающие более мощной корневой системой, достигающей тех горизонтов, где почвенные микроорганизмы уже не столь обильны, нормально развиваются без всяких микориз. Их поглощающая способность и транспирация стоят на более высоком уровне. Также значительно больше и содержание в них зольных веществ (10% и больше по Шталю).

Теория Шталя имела в виду главным образом травянистые растения и ставила упор на поглотительную способность корня и транспирацию. Новейшие исследования Мелина более глубоко освещают вопрос о значении эктотрофной микоризы у древесных растений. По его даным гриб здесь привлекается и стимулируется в росте какими-то выделениями корня (Melin предполагает фосфатиды). Они же способствуют и прорастанию спор микоризных грибов. Из ткани корня мицелий получает главным образом безазотистые органические вещества. С другой стороны, гриб своим густо разветвленным в почве мицелием, заменяя корню отсутствующие здесь у него корневые волоски, усваивает из почвы не только воду и минеральные соли, но и сложные, главным образом азотистые органические вещества (из лигнино-протеинового комплекса почвы). При переваривании гиф в клетках корня эти азотистые органические вещества идут на питание растения. Таким образом, оно через посредство гриба может использовать и те органические вещества почвы, которые прямо ему недоступны, а кроме того, конечно, воду и неорганические соли.

Что касается эндотрофной микоризы, то здесь физиологические отношения менее ясны. Установлено, что гриб здесь использует углеводы и другие, главным

образом безазотистые, вещества корня, с другой стороны, наличие переваривания гиф указывает, что и корень должен получать что-то из гриба.

Остается недостаточно выясненным, что именно микоризный гриб воспринимает специально из окружающей среды. Предполагалось, что здесь в первую очередь имеет место усвоение свободного азота. Оказалось, что это имеет место не всегда, но в некоторых случаях это установлено экспериментально, например для грибов из микоризы Ericaceae, относимых, как было сказано, к роду Phoma (Ternetz, 1906, Rayner, 1915). У них энергия усвоения азота оказалась в чистых культурах значительной, и экономический коэфициент (отношение усвоенного N к потребленному сахару) не уступающим в ряде случаев таким типичным азотособирателям, как Clostridium и Azotobacter (больше 1%). В связи с этим Ericaceae растут в почвах, бедных легко усваиваемыми азотистыми веществами.

Имеются также указания на усвоение свободного азота микоризообразователями орхидных (Wulf, 1927, 1933). Однако прирост азота, полученный автором в чистых культурах, был настолько незначительным, что его данные кажутся сомнительными (гл. VII, стр. 69). Некоторыми (Knudson, Freisleben) оспариваются, впрочем, и данные Rayner об усвоении свободного азота у Ericaceae. Однако здесь получалась в опытах достаточная прибыль азота, лежащая за пределами возможных неточностей методики.

Кроме возможного в некоторых случаях усвоения элементарного азота, эндотрофной микоризе нужно приписать еще и какие-то другие функции.

Весьма вероятно, что те, хотя и не особенно обильные, гифы, которые выходят наружу из эндотрофной микоризы, так же, как и в случае эктотрофной, воспринимают из почвы не только воду и соли, но и некоторые иначе трудно доступные органические вещества. Питание некоторых орхидных и Monotropa, лишенных хлорофилла и растущих в богатых гумусом почвах, настолько зависит от гриба, что некоторые авторы называют их даже не сапрофитами, как обычно, а паразитами, паразитирующими на своем грибе.

Наконец, в последнее время выдвигается положение о возможном значении микоризных грибов (как эндотрофных, так и эктотрофных) еще как поставщиков гормонов или биоса для тех растений, у которых собственная продукция этих веществ ослаблена или совсем отсутствует. В пользу такого представления можно привести особенно данные Burgeff (1934), который получил прорастание семян орхидных без участия живого гриба, в том случае, если он сеял их на убитые нагреванием культуры его на желатине. Такие же результаты получались от прибавления к культуре семян ацетоновых или спиртовых вытяжек из дрожжей. Burgeff прямо указывает, что в этих случаях дело сводится к действию витаминов (или биоса), так как редуцированные семена орхидей не содержат этих веществ и лишены способности сами их вырабатывать [1]. Возможно, что аналогичным образом следует объяснить результаты опытов Knudson (1924, 1929, 1933), который, в противоположность Rayner, получил прорастание семян Calluna и орхидных и дальнейшее развитие проростков без гриба при культуре на агаре с большим количеством органического материала. Также Freisleben (1934) указывает, что семена Vaccinium прорастают не только в присутствии своего микоризного гриба, но и других видов, как Penicillium, который никакой микоризы с ними не образует.

В заключение следует указать еще на перитрофную микоризу, понятие о которой недавно введено Jahn (1934, 1935). Он указывает, что у древесных растений в ближайшем соседстве с растущими концами их корней (в их так называемой ризосфере) находится довольно специальная флора грибов, различная для разных видов деревьев и для разных почв. Хотя они анатомически не связаны с корнем, но тем не менее имеют значение для его развития, создавая около него соответствующую среду. По мнению Яна, здесь имеет особое

---

[1] Указанные данные Burgeff интересны еще и тем, что являются первым и пока единственным экспериментальным доказательством, что витамины и другие аналогичные вещества, вырабатываемые обычно зеленым растением, вместе с тем имеют физиологическое значение и для него самого.

значение изменение реакции в области ризосферы, особенно в сторону подкисления, производимое грибами. Благодаря этому изменяется поглощающая способность корня и используются такие вещества почвы, которые иначе были бы недоступными для него. Вместе с тем перитрофная микориза представляет интерес как возможный первый этап эволюции микоризообразования, идущей далее к эктотрофной, экто-эндотрофной и, наконец, эндотрофной микоризе.

Разобранное выше явление микоризы, кроме своего микологического значения, представляет и более широкий общебиологический интерес. Из него видно, сколь многообразны и сложны могут быть соотношения в почве, которую нельзя рассматривать только как безжизненную массу минеральных частиц и растительных остатков на разных стадиях разложения. Благодаря обильному содержанию в ней микроорганизмов она приобретает гораздо более сложные свойства, как бы чего-то живого. Корни высшего растения, проникающие в такую густо заселенную почву, вступают в очень разнообразные отношения с ее населением. Конечно, в первую очередь здесь имеет место взаимная конкуренция, борьба за воду и питательные вещества. При этом корни сравнительно богатые органическими веществами, в том числе легко доступными углеводами, хемотропически привлекают к себе грибы и другие незеленые микроорганизмы. На этой почве создается паразитизм многих грибов, которые совсем убивают и вытесняют корни. В других случаях дело не идет так далеко, и скопляющиеся около корня грибы, хотя и пользуются, надо думать, его выделениями, но не проникают в него. В результате естественного отбора наиболее жизнеспособными оказываются такие комбинации корня с окружающими его грибами, в которых корень не только не убивается, но и получает даже известные преимущества (например в смысле указанного изменения реакции ризосферы). Получается перитрофная микориза. Отчасти из нее, а отчасти из паразитирующих на корнях грибов эволюционировали дальнейшие ступени микоризы. Будучи случайной и неуравновешенной на первых шагах эволюции, в дальнейшем под влиянием естественного отбора она совершенствовалась. Исчезали те комбинации, которые вели быструю гибель того или иного компонента, и оказывались более жизненными те, в которых, несмотря на взаимную борьбу, такой полной гибели не наступало. Последнее могло осуществляться в значительной степени благодаря использованию каждым компонентом некоторых противоположных функций другого: грибом — главным образом функции накопления углеводов в корне, а корнем — некоторых функций гриба, как его способность более полно использовать в условиях конкуренции с другими микроорганизмами не только водный и минеральный запас почвы, но и ее органические, в том числе азотистые, вещества. Как крайнюю ступень эволюции такого сожительства можно привести Monotropa и некоторые бесхлорофилльные орхидные (Neottia, Corallorhiza). Сюда же относится японская Gastrodia elata, интересная еще и тем, что микоризообразователем ее является опенок (Armillaria mellea). Все названные растения утеряли свой фотосинтез и перешли всецело на питание органическими веществами, которое получают из почвы через посредство сожительствующего гриба. В этом случае соотношения между компонентами перевернулись: высшее растение превратилось, так сказать, в паразита своего микоризного гриба.

Как пример другого рода крайнего приспособления можно привести злак Lolium temulentum. Органы этого растения всегда содержат грибные гифы. Содержатся они также и в семенах, обусловливая их ядовитое действие, сходное по симптомам с опьянением. Отсюда и все растение получило название: опьяняющий плевел. Для нас здесь существенно, что постоянное присутствие гриба и передача его из поколения в поколение не оказывает на растение угнетающего действия, хотя такое состояние опьяняющего плевела несомненно длится уже очень долго (по некоторым данным в семенах его, добытых из египетских гробниц и имеющих давность в несколько тысячелетий, обнаружено присутствие гриба). Несомненно, что в данном случае гриб питается за счет высшего растения, так как к фотосинтезу он, конечно, не способен. Однако эта отдача ему некоторого количества питательных материалов, очевидно, легко переносится растением, а какого-либо токсического действия на него гриб

не оказывает. Некоторыми высказывается предположение о том, что гриб, может быть, ассимилирует свободный азот и этим оказывается полезным для плевела. Однако такое предположение ничем не доказывается и кажется мало вероятным. Всего вероятнее мы имеем здесь крайний пример взаимной приспособленности двух организмов, исходящий из первоначального паразитизма гриба на плевеле, или отношений, подобных микоризе, особенно таких, как у Calluna, где, по данным Rayner, гриб также переходит в надземную часть растения и заражает семена при развитии их в завязи.

Симбиоз с животными. Подобно сапрофитизму и паразитизму симбиоз грибов с животными распространен значительно меньше, чем с растениями, и значительно меньше изучен.

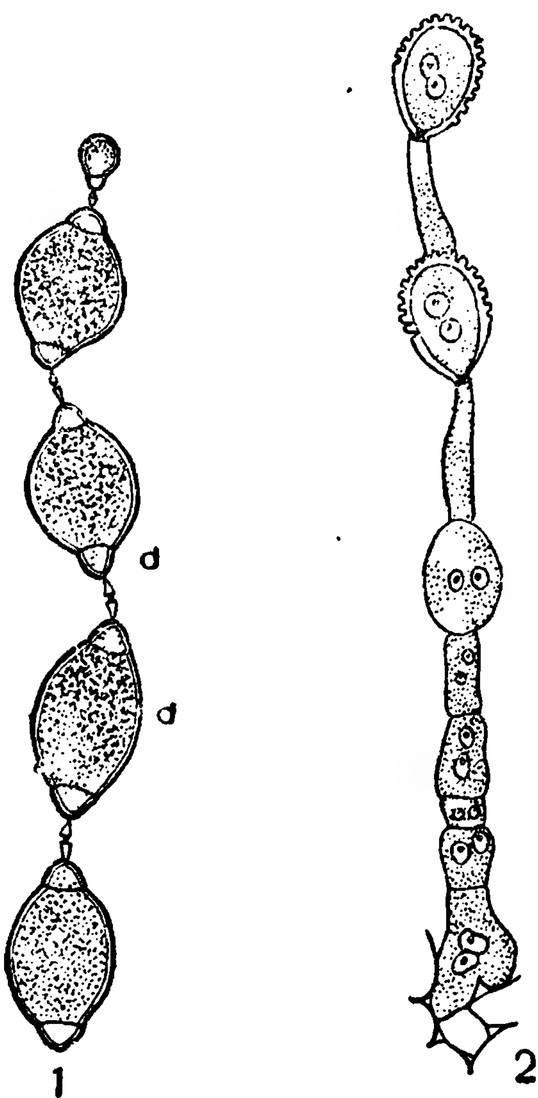


Рис. 59. *1* — цепочка конидий Monilia с дизъюнкторами; *2* — цепочка эцидиоспор Cronartium с промежуточными клетками.

Впрочем, существует обширная литература о так называемом симбиозе грибов с различными, большей частью общественными насекомыми, причем последние специально выращивают их в своих гнездах и питаются ими. Такие явления особенно известны у тропических муравьев и термитов. Так, например, муравьи из рода Atta разводят гриб в своем муравейнике на разжеванных ими листьях некоторых деревьев, другие используют для этого экскременты тлей и т. д. Гриб, выращиваемый на такой подстилке у муравьев рода Atta, относится к гименомицетам из рода Rozites, но в муравейнике он представлен только в виде мицелия, причем благодаря постоянному обгрызанию на коротких ветвях его гиф образуются головки из вздутых клеток, которые и составляют пищу муравьев. Такое сожительство столь закрепилось, что при устройстве нового жилища муравьи захватывают с собой известную часть грибного субстрата вместе с пронизывающими его гифами гриба, а самка, улетая в брачный полет, берет с собой часть мицелия. Первый исследователь этого явления Möller (1893) называл его «грибным садом» муравьев (или термитов). У нас аналогичное сожительство с грибами наблюдается у древоточцев и короедов (Xeleborus и др.). В прогрызенных ими ходах развивается грибной налет, поедаемый личинками насекомых, но снова возобновляющийся на их экскрементах. Гриб здесь называется амброзией (пища богов у греков); по систематическому положению он, повидимому, близок к Monilia (рис. 59).

Эти и подобные им сожительства не совсем подходят под принятое нами понимание термина симбиоз, так как здесь отсутствует прижизненный обмен веществ между обоими компонентами. По существу, они, пожалуй, больше относятся к области энтомологии, чем к микологии, так как основной интерес здесь, конечно, в поведении насекомого, гриб же есть только пища последнего.

В других случаях гриб поселяется внутри тела насекомого — в кишечнике или в самых клетках. Наиболее ярким примером такого внутриклеточного сожительства являются так называемые мицетомы, известные у многих видов тлей, щитовок и некоторых муравьев. Они представляют группы довольно крупных клеток животного, в протоплазме которых находится масса дрожжевидных грибов. Среди них точно установлен вид Pseudosaccharomyces apiculatus parasiticus (у некоторых Hemiptera). Постоянное присутствие таких мицетом в теле некоторых видов, их определенное число и положение в теле насекомого, а также передача грибка при размножении через яйца — все это позволяет заключить, что здесь имеется не случайная инфекция, а урегулированный симбиоз. Вероятно, он произошел из паразитизма гриба или случайного попадания его в кишечник и задержки переваривания. Взаимоотношения симбионтов здесь раскрыты очень мало. Конечно, гриб

получает свое питание из клеток мицетомы, но играет ли он какую-либо другую роль в жизни насекомого, об этом имеются только предположения, из них можно привести следующие: 1) улучшение азотистого питания путем синтеза белков, исходя из небелкового азота, что возможно грибу, но невозможно животному; 2) переваривание целлюлозы; 3) удаление продуктов отброса; 4) доставка животному витаминов и аналогичных веществ. Последнее предложение кажется наиболее заманчивым ввиду установленной потребности животных в витаминах и наличия их у дрожжевых грибов.

ЛИТЕРАТУРА

Asai, 1934. Ueber das Vorkommen und Bedeutung der Mykorrhizen bei den Kulturpflanzen, Japanese Journ. of Bot., v. 7.

Bernard Noel, 1909. L'évolution dans la symbiose. Ann. Sci. nat. Bot., v. 9.

Brown, 1915. Studies in the Physiology of Parasitism. Ann. of Bot. и ряд след. работ автора и его учеников под тем же названием и в том же журнале (гл. обр. факультативн. паразиты). XI сообщение: Vasudeva, Analysis of the Factors... of Botrytis Allii and Monilia fructigena. Ann. of Bot., v. 44 (1930).

Buchner, 1928. Tier und Pflanze in intrazellularer Symbiose. 2-te Aufl.

Burgeff, 1909. Die Wurzelpilze der Orchideen. Jena.

Burgeff H., 1924. Untersuch. ü. Sexualität und Parasitismus bei Mucorineen.

Burgeff, 1934. Pflanzliche Avitaminose und ihre Behebung durch Vitaminzufuhr. Ber. d. bot. Ges., Bd. 52.

Burgeff, 1936. Samenkeimung der Orchideen. Jena.

Constantin, 1931. Ряд статей о происхождении и значении микоризы. C. r. Acad. Sci. Paris, v. 196. NN 5, 6, 7.

Endrigkeit, 1937. Beitr. z. Ernährungsphysiolog. Problem der Mycorrhiza. Arch. f. Bot., Bd. 9.

Eriksson J., 1904—1905. Ueber das vegetative Leben der Getreiderostpilze. Sv. Vet. Akad. Handlingar, v. 38 u. 39.

Eriksson J., 1921. Das Leben des Malvenrostpilzes, ibidem, v. 62.

Fischer u. Gäumann, 1929. Biologie der pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze.

Frank, 1885. Ueber die Ernährung gewisser Bäume durch die Pilze. Ber. d. d. bot. Gesell., Bd. 3.

Frank, 1885, a. Neue Mitteilungen über die Mykorrhiza der Bäume u. der Monotropa hypopytis. Ibidem, Bd. 3.

Frank, 1887. Ueber neue Mykorrhiza-formen. Ibidem, Bd. 5.

Frank, 1888. Ueber die physiologische Bedeutung der Mycorrhiza. Ibidem, Bd. 6.

Franke, 1934. Beitr. z. Kenntn. d. Mycorrhiza von Monotropa hypopitys. Flora.

Freisleben, 1934. Z. Frage d. Mycotrophie bei Vaccinium. Jahrb. wiss. Bot., Bd. 80.

Gassner, Ряд работ по биотипам у ржавчинных. Arb. biol. Reichanst. f. Landwirtsch. XX—XXII. 1933,—34,—35.

Grigoraki L. D., 1925. Recherches cytologiques et taxonomiques sur les dermatophytes et quelques autres champignons parasites. Ann. Sci. nat. Bot., v. 7.

Günnewig, 1933. Beitr. z. Kenntniss u. Bedeutung des Loliumpilzes. Beitr. z. Biol. der Pfl., Bd. 20.

Генкель и Южакова, 1936. Азотфиксирующие бактерии в лишайниках. Изв. Биологич. И-та Пермского У-та, т. 10.

Генкель, 1938. О лишайниковом симбиозе. Бюл. Моск. О-ва Испыт. природы. т. 47, N 1.

Jahn, 1934 и 1935. Die peritrophe Mycorrhiza, I, II, Ber. d. d. bot. Gesellsch. Bd. 52, 53.

Knudson L., 1924. Further observation on non symbiotic germination of Orchid-Seeds. Bot. Gaz., v. 77.

Knudson L., 1929. Seed germination and growth of Calluna vulgaris. New. Phyt. v. 28.

Knudson, 1933. Non symbiotic development of Calluna vulgaris. New. Phytol., v. 32.

Koki Masui, 1927. A study of the ectotrophic mycorrhizas of wood plants. Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ.

Melin E., 1925. Untersuch. u. Bedeutung der Baummycorrhiza. Jena.

Möller, 1893. Die Pilzgarten einiger Südamerikan. Ameisen. Jena.

Neger, 1913. Biologie der Pflanzen auf experiment. Grundlage. Stuttgart.

Neuton, Jonson, Brown, 1930. Preliminary Study on the hybridisation of physiol. forms of Pucc. tritici. Ibidem, v. 10.

Peyronel, 1917. Prime osservazione suella distributione degli Imenomiceti umicoli e sui loro probabli rapporti colle micorize ectotrofiche delle fanerogame. Rendic. R. Accad. dei Lincei, 5 Ser. v. 26.

Peyronel, 1922. Sulla normale presenza di micorize nel grano e in altere piante coltivate e spontanee. Bull. della Stazione di Pat. vegot., Rome, v. 3.
Peyronel, 1923. Fuctification de l'endophyte à arbuscules et à vesicules des mycorhizes endotrophes. Bull. Soc. Myolog. France, v. 39.
Peyronel, 1924. Prime richerche sulla micorize endotrofiche et sulla microflora radicicola della fanerogame. Rivista di Biologia, v. 5 и 6.
Rayner, 1915. Obligate symbiosis in Calluna vulgaris. Ann. of Bot., v. 29.
Rayner, 1927. Mycorrhiza. New Phytol, v. 26.
Rayner, 1929. Phoma radicis callunae, a physiological study. New Phytol., v. 28.
Schwarz, 1935. Der Stand unserer Kenntnisse von physiol. Grundlagen der Symbiose von Tieren mit Pilzen und Bakterien. Arch. f. Mikrobiol., Bd. 6.
Stahl, 1900. Der Sinn der Mycorrhizabildung. Jena.
Stakman, 1926—1927. Racial specialisation in plant diseases fungi. Lectures on plant Physiol. and Pathology. Philadelphia.
Stakman, Levine, Cotter, 1930. Origin of physiol. Forms of Pucc. graminis through hybridisation and mutation. Scient. Agric. v. 10.
Stakman, Levine, Christensen, Isenbeck, 1935. Die Bestimmung der physiolog. Rassen pflanzen-pathogen. Pilze. Nova Acta Leopoldiana, Bd. 3, N 13.
Траншель, 1935. Puccinia cynodontis, многоядный ржавчинный гриб (эцидии на : Plantago, Valerianella, Delphinium и др.). Советск. Ботан.
Werner, 1927. Symbiose obligatoire ou vie independante des champignons des Lichenes. Comp. rend. Acad. Paris. v. 184.
Wolff, 1927. Zur Physiol. d. Wurzelpilze von Neottia. Jahrb. f. w. B., Bd. 66.
Wolff, 1933. Assimilation d. atmosph. Stikstoffs durch die Wurzelpilze von Corallorrhiza, Cattleya, Laelia. Jahrb, f. w. B., Bd. 77.

Глава X

РОСТ И РАЗМНОЖЕНИЕ

В естественных условиях развитие какого-нибудь гриба протекает обыкновенно таким образом, что сначала происходит вегетативный рост его мицелия, а затем на нем появляются те или другие органы размножения (спороношения). В этот момент рост обыкновенно замедляется или даже совсем останавливается. Более детальный анализ соотношения этих двух явлений показывает, что, как и у других растений, вегетативный рост и размножение находятся здесь в известном антагонизме друг с другом. Первый определяется прежде всего хорошим питанием. Если имеются такие подходящие условия (конечно, в подробностях различные для разных форм), то гриб иногда будет только вегетативно разрастаться, не давая каких-либо органов размножения, и это будет продолжаться неограниченно долго до тех пор, пока сохраняются первоначальные условия [1]. Таким образом, например, Клебс в своих опытах с Saprolegnia поддерживал $2^1/_2$ года исключительно вегетативный рост этого гриба, культивируя его в питательной жидкости (отвар бобов и др.) и перенося части разросшегося в ней мицелия в новые сосуды с той же жидкостью [2]. С другой стороны, исключительно вегетативный рост без всякого образования органов размножения может иметь место в том случае, если имеются крайне неблагоприятные условия, например температуры, состава и реакции среды и пр. Дело в том, что для роста имеются в большинстве случаев более широкие допустимые пределы внешних условий, чем для размножения. Однако при таких неблагоприятных условиях рост не происходит неограниченно долго, а более или менее скоро останавливается, и в конце концов мицелий или совсем отмирает, или дает покоящиеся клетки в виде гемм и т. п.

---

[1] Почкование у дрожжей и некоторых других грибов рассматривается здесь как проявление вегетативного разрастания и противополагается собственно размножению, происходящему при посредстве спор.

[2] Такой неограниченный вегетативный рост свойственен, вероятно, при подходящих условиях большому числу грибов. Особое положение должны занимать здесь некоторые формы с мало развитым или совсем отсутствующим мицелием, как хитридиевые и Laboulbeniales. Повидимому, у них ограниченность вегетативного роста определяется уже внутренними особенностями их организации. Однако условия роста, как и размножения, для названных форм совершенно неизвестны.

Общие условия образования органов размножения. На разросшемся мицелии появляются органы размножения, притом в тем большем количестве, чем более благоприятными были первоначальные условия питания, определившие вегетативный рост. Мицелий, плохо развившийся раньше вследствие недостаточности питания и т. д., может совсем не дать органов размножения, хотя бы условия для их образования и были сами по себе благоприятными. Таким образом, мы можем различить: 1) внутренние условия для размножения и 2) внешние условия. Первые определяются состоянием мицелия, накопленным в нем пластическим материалом и т. д., что в свою очередь зависит от более или менее благоприятных условий питания, бывших раньше. Вторые соответствуют тому состоянию среды, которое существует в данный момент размножения. Более подробный анализ этих условий, способствующих появлению органов размножения, показал, что они могут быть различными не только для разных видов, что довольно понятно, но даже и для одного вида. Последнее объясняется, с одной стороны, внутренними условиями мицелия, т. е. той его «настроенностью» условиями предыдущей культуры, благодаря которой он сходно реагирует образованием органов размножения на разные внешние условия. С другой стороны, нужно принять во внимание, что различные внешние воздействия могут в известной мере заменять друг друга в создании того состояния протоплазмы, которое в конце концов и заставляет организм переходить от вегетативного роста к размножению. В общем среди различных внешних условий пытаются различить такие, которые являются основной решающей причиной образования органов размножения и называются поэтому морфогенными раздражениями, и второстепенные, или сопутствующие. Последние сами по себе не вызывают органов размножения, но наличие их тем не менее необходимо для образования этих органов. Эти сопутствующие условия нередко мало специфичны и имеют значение не только для размножения, но и для других жизненных функций (например температура, кислород, реакция среды, питание и пр.). Например, морфогенным раздражением для образования зооспорангиев у Saprolegnia можно считать недостаток питательных веществ, особенно азотистых, а сопутствующими, хотя и необходимыми условиями, могут быть: наличие капельно-жидкой воды, соответственная температура и пр. Также и для многих других грибов среди разнообразных внешних воздействий наиболее общей внешней причиной размножения (морфогенное раздражение) является резко наступивший недостаток питательных веществ в субстрате, т. е. известное голодание предварительно упитанного мицелия.

Различный характер условий, необходимых для размножения. В подробностях условия, необходимые для перехода к размножению у разных грибов, изучены главным образом Клебсом и его последователями. Они оказываются не совсем одинаковыми в разных случаях, и здесь можно остановиться на нескольких примерах, поясняющих дело. Наиболее точные результаты в этом направлении получены с такими грибами, как сапролегниевые, которые полностью погружены в однородной водной среде. У Saprolegnia mixta, изученной Клебсом, образование спорангиев может наступить только ниже известного содержания питательных органических веществ (для пептона 0,005%, для гемоглобина 0,01%, для лейцина 0,05%, для аспарагина 0,5%, для глюкозы 0,8%). Выше этого может происходить только вегетативный рост мицелия. Для образования ооспор допустимый предел концентрации питательных веществ несколько выше, особенно для азотистых веществ и, например, культура в 0,1% гемоглобина или соответствующей концентрации лейцина является хорошим способом получения обильных оогониев. Интересно, что при этом почти совсем не образуются антеридии (яйцеклетки без оплодотворения превращаются в партеноспоры). Однако, если добавить к среде небольшое количество нитратов или особенно фосфатов, то развиваются и антеридии, и происходит нормальное оплодотворение. В природе Saprolegnia развивается на мертвых насекомых, которые окружены в воде зоной диффузионно распространяющихся продуктов разложения их тела. Пока гифы находятся в этой зоне, они разрастаются исключительно

вегетативно, но как только кончики их достигнут той границы, которая соответствует нижней границе концентрации, как они начинают превращаться в зооспорангии. Ооспоры образуются несколько позднее и ближе к телу насекомого. Это стоит в связи, с одной стороны, с большей допустимой для них концентрацией питательных веществ, а с другой стороны, вероятно и с тем, что к этому времени разложение тела насекомого продвинулось дальше и из него начинают диффундировать в окружающую воду дальнейшие продукты распада белков: не пептоны, нижняя граница для которых очень низка, а главным образом аминокислоты, для которых она значительно выше.

Также очень просты условия спорообразования у дрожжей. Наиболее известный способ для того, чтобы вызвать это явление, заключается в том, чтобы перенести культуру дрожжевых клеток, выращенную в хорошей питательной среде (например в пивном сусле), на гипсовый цилиндрик, погруженный в воду своим нижним концом (Ганзен). При этом для упитанных предварительно клеток создаются сразу условия недостатка питательных веществ и, кроме того, большой аэрации. Это вызывает у них спорообразование.

Однако и у дрожжей спорообразование, кроме указанных основных или морфогенных факторов, может контролироваться еще целым рядом других — сопутствующих. Так, здесь имеет большое значение температура. Для обычных пивных дрожжей (Saccharomyces cerevisiae) спорообразование обильно и быстро наступает при 25° и весьма слабо и замедленно при 15°; тогда как дикие дрожжи обильно спороносят и при 15°. Это различие в отношении температуры находит применение в практике дрожжевых и пивоваренных заводов для обнаружения загрязненности культурных дрожжей. Для этого испытуемый материал высевают на гипсовые цилиндры по Ганзену и ставят один цилиндр при 25°, а другой при 15°. При 25° через 40 часов и культурные и дикие дрожжи дают аскоспоры. При 15° через 72 часа культурные дрожжи не дают аскоспор, а дикие (Sacch. pasteurianus и др.) дают и этим обнаруживают свое присутствие.

Далее нужно указать, что споры дрожжей могут образоваться также и в жидкости. При этом имеет большое значение реакция среды (как, впрочем, и при культуре на гипсовых цилиндрах). Наконец, следует указать на среду Городковой такого состава: вода—1000 *г*, агар-агар—10 *г*, пептон—10 *г*, мясной экстракт—10 *г*, глюкоза 2,5 *г*, NaCl 5 *г*. В ней очень мало глюкозы, и дрожжи, быстро используя ее, затем переходят к спорообразованию.

Приведенные примеры спорообразования дрожжей показывают сколь различны могут быть условия, необходимые для спорообразования у грибов. Надо думать, что они могут здесь заменять друг друга, и поэтому очень трудно отделить среди них главные от сопутствующих.

У огромного большинства грибов органы размножения образуются в воздушной среде, тогда как мицелий, или, по крайней мере, значительная часть его, погружен в пропитанный водой субстрат. Точный учет условий здесь поэтому затрудняется, так как имеются две столь различные среды, как воздушная и водная. В общем можно сказать, что переход известных частей мицелия и органов спороношения на них из водной в воздушную среду очень резко меняет условия их существования: 1) в воздухе делается возможным испарение, 2) изменяются условия дыхания, 3) поступление питательных веществ, которое в погруженных гифах происходило через всю их поверхность, в воздухе весьма ограничивается и делается возможным только через перегородки, отделяющие нижележащие клетки, погруженные в субстрат. Благодаря этому известный недостаток питания для воздушных частей может наступить еще тогда, когда самый субстрат содержит значительные запасы питательных веществ. Поэтому установление нижней границы их здесь не может быть проведено с достаточной ясностью, и приходится больше учитывать другие моменты. Пояснить дело здесь опять помогут некоторые примеры. У Sporodinia grandis, согласно данным Клебса, основной разрешающей причиной для образования спорангиев является влажность окружающего воздуха (optimum — 70—80% относительной влажности, minimum — 40%), тогда как образование

зигот происходит при повышенной влажности, приближающейся к насыщению. С другой стороны, здесь имеет существенное влияние и характер питания мицелия. На пептоне, альбумине и т. п. как единственных источниках органического питания Sporodinia образует только спорангии и не дает зигот. Наоборот, углеводы способствуют образованию последних. В ряде других случаев также недостаток питания довольно ясно выступает как разрешающая причина размножения. Так, у Coprinus, если его мицелий перенести с маленькими кусочками питательного субстрата (агара) в отдельную чашку, часто очень скоро закладываются плодовые тела, хотя ввиду недостатка пластического материала обыкновенно и не достигают полного развития. Клауссен в работе с Pyronema confluens применил следующий метод для получения обильных сумчатых спороношений. Небольшая плоская чашка доверху заполнялась питательным агаром и помещалась в другую, большую, которая заливалась до верхнего уровня меньшей чашки агаром, лишенным органических питательных материалов. Гриб сеялся во внутреннюю чашку, и там его мицелий достигал пышного роста. При дальнейшем развитии гифы переходили за границу внутренней чашки и попадали в агар, лишенный питательных веществ, где таким образом создавались условия голодания и в результате закладывались обильные плодоношения. Аналогичный метод дает хорошие результаты и у некоторых других грибов (например у многих Ascobolaceae). К той же категории принадлежит очень часто наблюдаемое явление, что органы размножения того или иного гриба в культуре залагаются по краю культурной чашки на месте соприкосновения со стеклом или, особенно при культуре в пробирках на косом агаре, по самому верхнему концу агара. В этих условиях, конечно, играют роль условия аэрации, испарения и подсыхания субстрата, но последнее как раз и создает затруднения в поступлении веществ в клетки гриба, т. е. вызывает явления голодания. Однако во многих случаях разрешающими причинами размножения являются, повидимому, другие факторы: состав питательной среды и физические условия. При этом для разных грибов эти факторы имеют неодинаковое и даже иногда прямо противоположное значение. У Penicillium glaucum, по Брефельду, перитеции образуются при слабом доступе воздуха. Также Бессонов получал перитеции у этой формы и у ряда других Aspergillaceae (Asperg. oryzae, Sterigmatocystis niger и др.) при культуре в очень концентрированных растворах сахара (65%). Высокая концентрация сахара, по мнению названного автора, ослабляет окисление и таким образом создает сходные условия с теми, какие имел Брефельд (слабый доступ кислорода). Весьма различны и мало выяснены факторы образования пикнидиальных спороношений. Например, у Septoria уже 0,025% раствора сахара подавляет образование пикнид, а у близкой по строению Phoma количество пикнид нарастает с увеличением концентрации сахара. Во многих других случаях здесь играет роль не углеродистое, а азотистое питание гриба. То же во многих случаях можно сказать относительно сумчатых спороношений. Уже у упомянутой выше Pyronema Робинзон (1926) пришел к несколько отличным от Клауссена результатам и показал, что здесь дело сводится прежде всего к азотистому питанию (optimum — 1/2000 мол. азотист. солей) и соответственному соотношению его к безазотистому (отношение, например, мальтозы и аммонийных солей 4 : 1). Повидимому, и во многих других случаях некоторое азотистое голодание при достаточно обильном углеродистом питании (отношение N : C, часто меньшее 1/100) вызывает образование органов размножения у грибов. При органическом источнике азота (аспарагин и др.) в ряде случаев, повидимому, значение его заключается, кроме того, в известном подщелачивании, происходящем при его использовании (образование аммиака) (Killian, 1928).

Влияние температуры. Что касается физических воздействий, то здесь в первую очередь нужно отметить температуру. У Aspergillus repens по Клебсу optimum для образования перитециев равен 28°, а для конидиеносцев равен 16°. Вообще можно сказать, что у грибов размножение возможно в большинстве случаев в довольно широких пределах температуры, но все-таки более узких, чем вегетативный рост. При этом высшее спороношение (ооспоры, зи-

готы, сумчатые и базидиальные плодовые тела) имеет более узкие температурные границы, чем низшее, бесполое спороношение. Это видно из следующей таблицы:

Название	Температура роста мицелия	Температура бесполого спороношения	Температура образования половых спор
Aspergillus repens	от 7°—8° до 37°—38°	от 8°—9° до 35°—36°	max. 33°
Penicillium glaucum	» 2,5° » 43°	» 3°—40°	—
Sporodinia grandis	» 1°—2° » 31°—32°	» 5°— 6° » 29°—30°	от 5°—6° до 27°—28°
Pilobolus macrosporus	» 2°—4° » 33°—34°	» 10°—12° » 28°—30°	» ,
Saprolegnia mixta	» 1°—36° » 37°	» 1°— 2° » 32°—33°	1°—2° » 26°—27°

Влияние света. Свет умеренной яркости в большинстве случаев не имеет значения для размножения. Однако здесь имеются и исключения. Например, Botrytis cinerea образует конидии преимущественно в темноте; а у близкой по систематическому положению Monilia fructigena конидии образуются как в темноте, так и на свету, причем на свету обильнее. В немалом числе случаев размножение прямо подавляется отсутствием света, например у Pilobolus (образование спорангиев), у Pyronema confluens (плодовые тела), у многих видов Coprinus, Sphaerobolus (плодовые тела). При этом у одних соответственные органы размножения совсем и не закладываются в темноте (Sphaerobolus, Coprinus nycthemerus, Copr. plicatilis и др.), а у других только не достигают окончательного развития. К последним принадлежит ряд трутовиков и др., у которых плодовые тела в темноте получают совершенно уродливое развитие (например в виде разветвленных оленьих рогов у Fomes applanatus и некоторых других, см. рис. 45) [1].

Условия возникновения нескольких спороношений. Если у гриба, как это часто бывает, в цикле развития имеется несколько спороношений, то представляет большой интерес выявление тех условий, которые их вызывают. Выше были уже в ряде примеров отмечены эти различные условия. Здесь можно остановиться еще на некоторых паразитных грибах. Для огромного количества сумчатых грибов является обычным, что конидиальные спороношения их развиваются на живых листьях, т. е. в паразитных условиях, а сумчатые — уже на опавших и даже перезимовавших листьях, т. е. в сапрофитных условиях. Надо думать, что и здесь стимулом образования сумчатых спороношений являются изменившиеся условия питания в мертвом и полуразрушенном субстрате, однако, более точно учесть эти условия в большинстве случаев не удается. Впрочем, и здесь при культуре гриба в сапрофитных условиях в некоторых случаях удалось заметить, что переход из конидиальной к сумчатой стадии вызывается обеднением субстрата питательными веществами (например у Valsa leucostoma по Leonian, 1923). Из облигатных паразитов у Erysiphaceae установлено, что более обильному развитию конидий способствуют сухость окружающей атмосферы и отчасти темнота (в последнем случае конидии получаются менее всхожими) (Hammarlund, 1925). С другой стороны, образование перитециев вызывается здесь ухудшением питания грибов, а это в свою очередь зависит от состояния растения. Повышение содержания сахаров (усиленный фотосинтез), обеднение водой в результате испарения или замедления ее поступления вследствие сухости почвы и т. п. — все это создает в клетках хозяина повышенную сосущую силу и затрудняет таким образом поступление веществ в гифы гриба. Эти условия стимулируют появление перитециев. Таким образом, и здесь образование их определяется внешними условиями, которые только

[1] Наблюдающееся нередко при культуре грибов на желатине расположение спороношений концентрическими кольцами обычно не зависит от смены дня и ночи. В основе этого явления в большинстве случаев лежит известная периодичность питания, что в свою очередь определяется диффузией веществ в вязкой среде (ср. физическое явление колец Лизиганга).

действуют главным образом не непосредственно на гриб, а через посредство его хозяина. При подходящем подборе внешних условий можно извратить нормальный ход развития, получив сначала перитеции, а потом конидии (Laibach, 1930). Сходные явления можно наблюдать у Uredinales, которые, как известно, в природной обстановке отличаются разнообразием и чрезвычайно правильной последовательностью своих спороношений. Телейтоспоры в естественной обстановке появляются на растении на смену уредоспорам только тогда, когда питающее растение достигнет определенной стадии развития, характеризующейся обеднением его тканей питательными материалами. Эта стадия различна для разных грибов и хозяев, однако она совпадает часто или с моментом цветения, или развития плодов у хозяина, что вызывает отток питательных материалов из вегетативных частей. Появление телейтоспор может быть ускорено выбором не вполне подходящего растения или помещением его в темноту и понижением этим в нем содержания углеводов (Waters, 1928), или, наконец, повреждением проводящих путей в листе и созданием этим некоторого подсыхания (Morgenthaler, 1910). Во всех этих случаях ухудшается питание эндофитного мицелия гриба, и это стимулирует образование телейтоспор. Особенно интересны в этом отношении опыты Waters'а с Puccinia orbicula на листьях Prenanthes alba. Инфицированные листья этого растения срезались и помещались: 1) на 7% раствор сахара, 2) на дестиллированную воду. В первой серии через четыре дня появлялись обильные уредоспоры Во второй — первые споровые подушечки появлялись через 11—12 дней и состояли главным образом из телейтоспор. Когда потом эта вторая серия листьев была положена на сахар, то через четыре дня около первоначальных телейтоспоровых подушечек появились новые, состоящие исключительно из уредоспор, т. е. здесь нормальный ход развития (сначала уредоспоры, потом телейтоспоры) удалось извратить, меняя через посредство хозяина питание мицелия гриба.

Выводы. Подводя итоги сказанному, следует отметить, что причины, определяющие размножение, могут быть различными для разных грибов и разных спороношений. В большинстве случаев здесь, надо думать, играет роль ряд причин и условий, переплетающихся и взаимно влияющих друг на друга, и притом это не только те причины, которые были даны вначале, но и те, которые появляются, например, в результате воздействия гриба на субстрат в течение его вегетативного роста и т. п. Учесть всю эту сложную сумму воздействий в виде каких-нибудь общих рецептов, применимых ко всем случаям, не представляется, конечно, возможным. При всем том, однако, наиболее общей причиной, определяющей размножение, является недостаток питания, и чем выше в морфологическом отношении образующееся спороношение, тем больше обычно и вызывающий его недостаток питания.

ЛИТЕРАТУРА

Baker, 1931. Observation on the conditions from spore-formation in Sporodinia grandis. New Phytolo ist, v. 30.

Беккер, 1936. Влияние внешних воздействий на плодоношения грибов (обзор). Успехи совр. биол., т. 5.

Fischer u. Gäumann, 1929. Biologie der pflanzenbewohn. parasitischen Pilze.

Hammarlund, 1925. Zur Genetic, Biologie und Physiologie einiger Erysiphaceen. Hereditas, v. 6.

Kauffmann, 1908. Contribution to the Physiology of Saprolegniaceae. Ann. of Bot., v. 22.

Kerl, 1937. Regenerationsversuche... bei Pyronema confluens Zeitschr. f. Bot., Bd. 31.

Klebs, 1896. Bedingungen der Fortpflanzung einiger Algen u. Pilze. Jena.

Klebs, 1898—1900. Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. I — Sporodinia, II — Saprolegnia, III — Allgemeine Betrachtungen. Jahrb. f. w. Bot., Bd. 32, 33, 35.

Krause, 1930. Einfluss d. Ernährung, Belichtung u. Temperatur auf d. Perithecienproduktion einiger Hypocreaceen. Zschr. f. Parasitenkunde, Bd. 2.

L a i b a c h, 1930. Ü. d. Bedingungen d. Perithecienbildung bei den Erysiphaceen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 77.

R o n s d o r f, 1931. Ü. d. chemische Bedingungen von Wacnstum und Zygotenbildung bei Phycomyces. Planta, Bd. 14.

W a t e r s, 1928. The control of teliospore-and uredinospore-formation by experimental methods. Phytopath., v. 18.

Глава XI

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

Количество спор, образуемых грибами, очень велико, особенно базидиоспор у гименомицетов с их крупными плодовыми телами Здесь имеется ряд подсчетов главным образом Buller О результатах их дает представление следующая таблица [1].

Н а з в а н и е	Общее число спор (в миллионах)	Продолжительность спороотделения	Количест. спор, отделяемых в одни сутки (в миллионах)
Coprinus sterquilinus	100	8 часов	—
Coprinus comatus	5 240	2 дня	2 620
Psalliota campestris	16 000	6 дней	2 666
Polyporus squamosus	50 000	14 »	3 570
Fomes applanatus	5 460 000	6 месяцев	30 000
Lycoperdon giganteum	7 000 000	—	—
Calvatia maxima	160 000 000	—	—

Полученные здесь огромные цифры не будут казаться невероятными, если мы примем во внимание, во первых, небольшие размеры и тесное расположение базидий, а во вторых, то обстоятельство, что они располагаются не непосредственно на поверхности плодового тела, а на особых выростах, так называемых г и м е н о ф о р а х, в виде пластинок, трубочек и т. д., развитых на его нижней поверхности Благодаря им несущая базидии поверхность, или гимений, увеличивается, например, у сыроежки (Russula) в 7 раз (здесь сравнительно немногочисленные и толстые пластинки); у шампиньона (Psalliota campestris) это увеличение равно уже 18; у Polyporus squamosus (широкие трубочки) поверхность гимения увеличивается в 12 раз, а у Fomes applanatus (узкие, длинные трубки) в 148 раз. У сумчатых грибов не имеется аналогичных подсчетов числа спор, образуемых в одном плодовом теле. Во всяком случае здесь числа должны быть гораздо меньше, как ввиду меньших обыкновенно размеров самых плодовых тел, так и ввиду отсутствия выростов гименофоров, увеличивающих спорообразующую поверхность. Однако число спор, образуемых крупными плодовыми телами сморчков или трюфелей, должно быть весьма значительным и измеряться десятками миллионов. С другой стороны, у аскоми-

[1] Интересны методы подсчета такого огромного количества спор. Здесь используются следующие способы: 1) Шляпка плодового тела кладется нижней стороной на липкую бумагу. Споры через некоторое время осыпаются и прилипают к бумаге, которая затем тщательно обмывается. Промывная жидкость собирается, и в небольшом объеме ее определяется число спор при помощи счетной камеры под микроскопом. Затем делается пересчет на общее количество промывной жидкости. 2) Определяется количество спор на небольшом участке гимения (например на 1 мм^2), затем делается пересчет на общую поверхность гимения. Этот метод применим только для некоторых Agaricaceae, как Coprinus, у которых гимений расположен на поверхности очень тонких прозрачных пластинок и у которых нет повторного образования базидий. 3) У гастеромицетов определяется количество спор в небольшом взвешенном кусочке плодового тела (путем промывания расщипанного кусочка в спирту или в другой хорошо смачивающей жидкости и счета спор при помощи счетной камеры). Затем делается пересчет на общий вес плодового тела (точнее—только его внутренней ткани, содержащей споры).

цетов не редки микроскопические плодовые тела с очень ограниченным числом сумок — в крайнем случае одной, например у Sphaerotheca. У Ascobolus immersus с его чрезвычайно крупными сумками число их на плодовом теле всего около десятка.

Бесполые споры,как различные спорангиоспоры и конидии, также нередко образуются в очень значительных количествах. Например, в крупных спорангиях мукоровых их образуется по нескольку десятков тысяч (70—80 тысяч у Phycomyces); в более мелких спорангиях число спор, конечно, меньше — несколько сотен и даже десятков. Конидии, благодаря разветвлениям конидиеносца и развитию цепочками, образуются также в значительных количествах на одном конидиеносце (например у Sterigmatocystis niger около 10 тысяч). Кроме того, нужно иметь в виду, что спорангии и конидиеносцы образуются обыкновенно в большом количестве на одном мицелии, выросшем из одной споры. Наконец, нужно принять во внимание быстроту развития таких бесполых спороношений. Например, по подсчетам Weston (1923) за одну ночь на крупном экземпляре кукурузы, зараженном Sclerospora philippensis, образовалось 1 980 106 спор этого гриба. У Puccinia graminis заражение злака дает через неделю подушечку уредоспор, содержащую в среднем не менее 1000 спор; каждая из них может дать такую же инфекцию с таким же результатом. Это в течение лета может повториться пять-шесть раз, т. е. в результате из одной первоначальной споры может получиться число с 15—18 нолями. Конечно, фактически далеко не все эти споры дадут инфекцию, большинство погибает бесплодно, но этот подсчет дает представление о колоссальной потенциальной энергии размножения грибов, которая и у бесполых спороношений не уступает, а даже превосходит размножение при помощи базидиоспор и аскоспор, образующихся в крупных плодовых телах. Если тем не менее грибы не являются всюду распространенными, то это объясняется ограниченностью субстратов, необходимых для них как для бесхлорофилльных организмов. У многих высших форм, особенно у гименомицетов, здесь встает еще один ограничивающий фактор — гетероталлизм. Только при встрече двух разнородных мицелиев может происходить дальнейшее развитие.

Распространение спор. Зооспоры передвигаются активно в воде, причем направление движения определяется хемотаксическим воздействием. Для ряда зооспор хитридиевых и сапролегниевых экспериментально установлены как хемотаксически действующие: протеины и продукты их распада (альбумозы, пептоны, различные аминокислоты), нуклеиновая кислота, а также фосфаты. Для сапрофитных сапролегний указанные вещества достаточно обеспечивают нахождение зооспорой подходящего субстрата (мертвых насекомых и т. д.). Что касается паразитных форм, которые, как многие хитридиевые, связаны с определенными живыми организмами, то надо думать, что здесь играют роль более специфические вещества, привлекающие зооспоры именно к данному субстрату. Другие таксисы у зооспор грибов выражены мало. Здесь можно указать, пожалуй, на положительный фототаксис у зооспор Polyphagus Euglenae и Chytridium vorax. Интересно, что оба названных вида — паразиты на зеленых организмах (первый на Euglena, второй на Chlamydococcus), — которые сами положительно фототаксичны, так что фототаксис зооспор помогает им находить соответственного хозяина.

В огромном большинстве споры грибов лишены органов движения и могут переноситься лишь пассивно. Здесь могут играть роль следующие основные факторы:

1) распространение спор водой (гидрохория).

2) распространение спор животными, особенно насекомыми (зоохория, в частности энтомохория).

3) распространение спор токами воздуха (анемохория).

Наибольшее значение имеет последнее.

Распространение спор водой (кроме зооспор) имеет место, например, у некоторых головневых, паразитирующих на водяных растениях (Doassansia, Tracya). При этом здесь существуют особые приспособ-

дения в виде отмерших, наполненных воздухом клеток, которые служат плавательным аппаратом для спор, соединенных в так называемые **спорокучки** (стр. 124).

В качестве примеров **зоохории** можно привести из базидиомицетов Phallus и др., у которых спороносный слой расплывается в липкую слизистую массу, а плодовые тела издают сильный запах падали, привлекающий мух. Насекомые распространяют также спермации или пикноспоры ржавчинных грибов. Сахаристые и нередко пахучие выделения пикнид привлекают многочисленных мелких насекомых, которые и разносят затем пикноспоры, как это показал особенно в своих опытах Craigie (1927) [1]. Далее можно указать на некоторые сумчатые грибы с аналогичным распространением спор. Такова, например, спорынья, которая в своей конидиальной стадии, называемой Sphacelia выделяет сахаристую жидкость (так называемая медвяная роса), привлекающую мух и других насекомых. У некоторых видов Sclerotima, паразитирующих на сочных плодах (яблоки, персики, сливы и т. д.), установлена тесная связь их конидиальных спороношений с некоторыми насекомыми (плодожорка, казарка). С животными (травоядными млекопитающими) связано распространение спор копрофильных (навозных) грибов.

Наконец, и у многих почвенных гименомицетов с мясистыми плодовыми телами в распространении их спор, повидимому, не малую роль играют различные животные, как насекомые, слизняки и даже млекопитающие.

Насекомые могут переносить споры прямо на поверхности своего тела, но главным образом здесь имеет место поедание мясистых плодовых тел разными животными. При этом поглощаются также споры и, пройдя неповрежденными через кишечник, выбрасываются в экскрементах, где и прорастают. Наибольшее значение в таком внутреннем переносе спор играют, повидимому, насекомые как во взрослых стадиях, так и особенно в стадиях личинок, питающихся грибами («червивость» грибов, столь распространенная как у съедобных форм, так и у «поганок»). Имеются указания, что прохождение через кишечник того или иного животного даже является нормальным условием для дальнейшего прорастания спор некоторых гименомицетов и, возможно, гастеромицетов.

Наиболее же обычно распространение спор токами воздуха (анемохория). Благодаря малым размерам они легко подхватываются самыми незначительными воздушными течениями и могут переноситься на десятки, сотни и даже на тысячи километров в горизонтальном направлении (например, регулярно наблюдалось занесение спор ржавчинных грибов из Бразилии в Уругвай). Далекому разнесению спор способствуют восходящие конвекционные токи от нагревания солнечными лучами слоев воздуха у поверхности земли. Они поднимают споры в верхние слои атмосферы. Так, при исследовании с аэроплана воздуха в долине Миссисипи уредоспоры Puccinia triticina были обнаружены еще на высоте 4950 *м*, споры Alternaria на высоте 3150 *м*. Конечно, споры, распространяемые ветром, попадают на подходящий субстрат только случайно, и этим объясняется необходимость большого числа их. Количество спор в данном объеме воздуха уменьшается пропорционально кубу расстояния от первоначального источника, если считать равномерное распространение во все стороны. Однако нужно иметь в виду преобладающие ветры, в направлении которых такого большого уменьшения концентрации спор не произойдет.

Пассивное отпадение спор. От производящих их органов споры в свою очередь отделяются или пассивно, или отбрасываются активно особыми аппаратами. Спорангиоспоры освобождаются большей частью пассивно в результате разрушения оболочки спорангия и иногда расплывания слизи, находящейся между спорами (мукоровые). Зооспорангии сапролегниевых разрываются на верхушке вследствие развивающегося в них

---

[1] Перенесение пикноспор ржавчинников имеет значение не прямого размножения, а перенесения другого пола на гаплоидный гетероталличный мицелий (Craigie, 1927). Аналогичное значение имеют конидии Coprinus lagopus и Ascobolus stercorarius (Brodie и Dowding, 1931), также переносимые преимущественно насекомыми. В других упомянутых случаях перенесения спор насекомыми это имеет прямое отношение к размножению грибов.

осмотического давления, которое с силой выталкивает зооспоры наружу. Однако это выталкивание не играет роли собственно для распространения зооспор. Дальше они разбегаются активным собственным движением. Так же пассивно в большинстве случаев отделяются конидии вследствие расслаивания срединной пластинки между конидиеносцем и спорой и отпадения ее в силу тяжести или действия ветра. В некоторых случаях между спорами, образующимися цепочками, развиваются особые дизъюнкторы, которые раздвигают споры друг от друга и этим облегчают их разъединение. У Albugo и Monilia эти дизъюнкторы образуются из среднего слоя стенки между двумя соседними спорами (рис. 59, *1*). В цепочках эцидиоспор и некоторых уредоспор ржавчинных грибов значение таких дизъюнкторов приобретают целые клетки, так называемые промежуточные клетки, которые чередуются в цепочке со спорами (рис. 59, *2*).

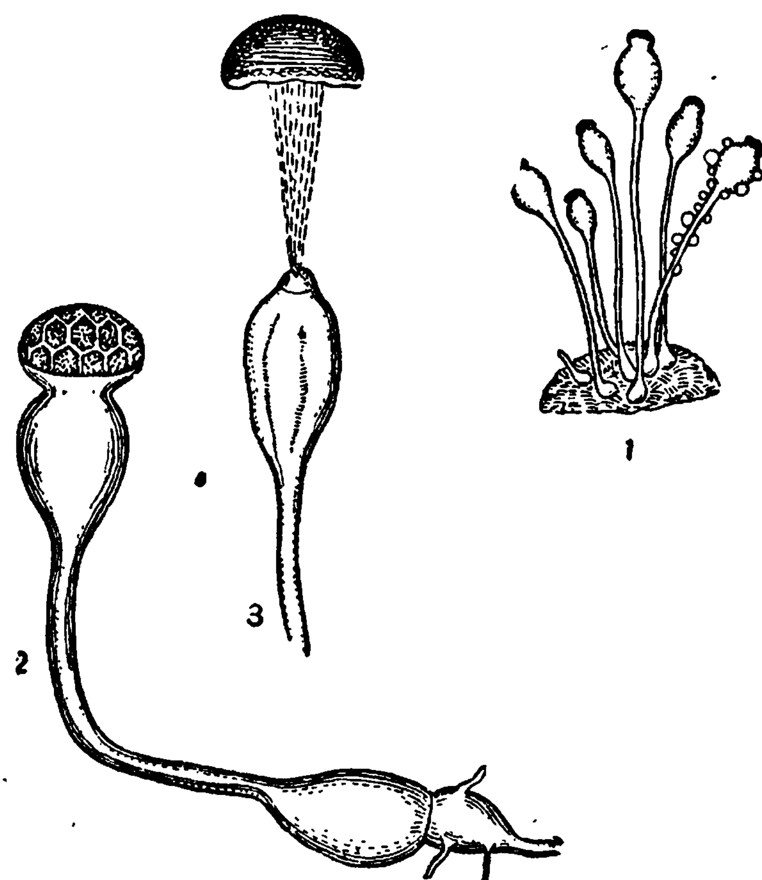


Рис. 60. Спорангиеносцы Pilobolus. *1* — общий вид при слабом увеличении; *2* — отдельный зрелый спорангиеносец; *3* — «выстрел».

Также пассивно освобождаются споры из совершенно замкнутых плодовых тел трюфелевых и большинства гастеромицетов. Происходит разрушение общей плодовой оболочки и находившиеся внутри споры делаются свободными. У некоторых гастеромицетов (Lycoperdaceae) дальнейшему рассеиванию спор способствуют особые нити капиллиция, которые обладают известным гигроскопическим изгибанием и благодаря этому разрыхляют находящуюся между ними споровую массу.

Активное отбрасывание спор производится различными в деталях аппаратами, которые все действуют силой осмотического давления. Так, у Pilobolus спорангиеносец, вздутый в своей верхней части, с нижней стороны отделяется перегородкой от производящего мицелия. В спорангиеносце вследствие ферментации гликогена, с превращением каждой молекулы гликогена в несколько молекул сахара, развивается очень значительный тургор, который начинает даже продавливать наружу клеточный сок сквозь слой постенной протоплазмы и оболочку. Наконец, спорангиеносец разрывается в части, непосредственно лежащей под спорангием, его содержимое выпрыскивается и с силой отбрасывает спорангий на расстояние до одного метра и даже у крупного Pilobolus lagopus до двух метров (рис. 60).

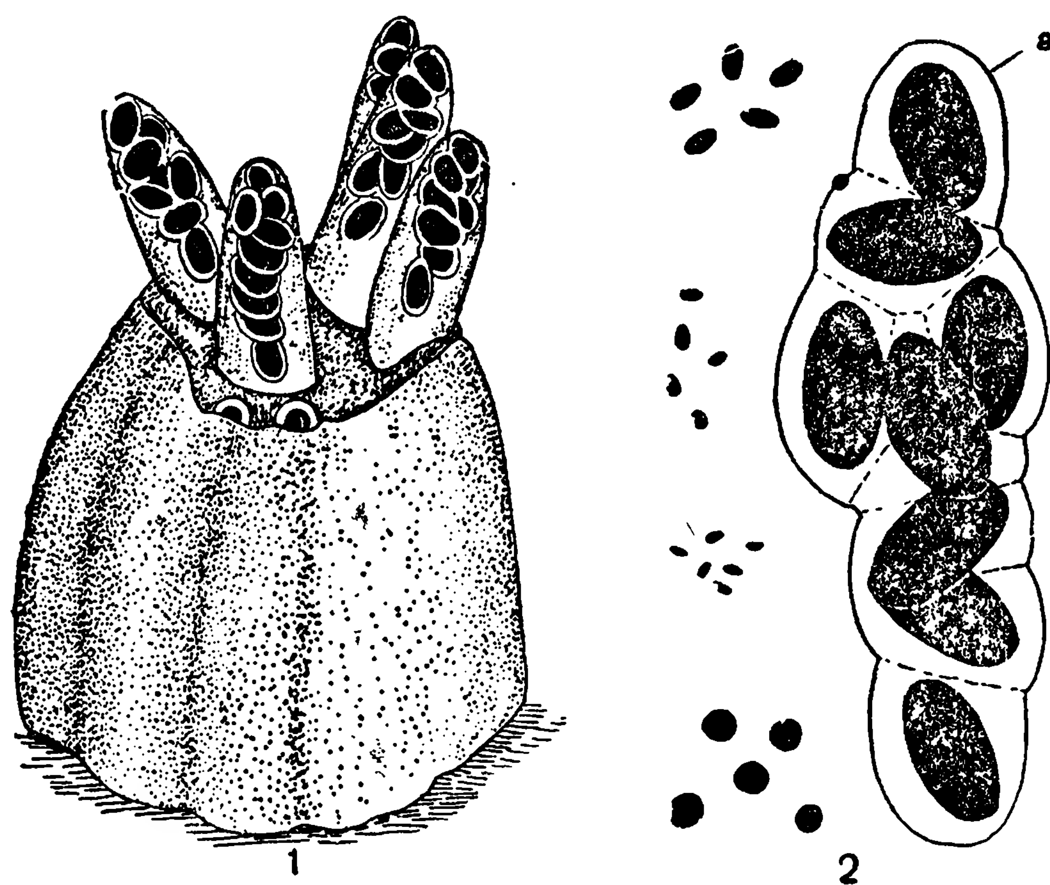


Рис. 61. *1* — плодовое тело Ascobolus immersus; *2* — сравнительные размеры спор Ascobolus *(а)* и различных гименомицетов.

Сходное явление наблюдается в сумках сумчатых грибов. Здесь также происходит ко времени созревания ферментация гликогена и увеличивается благодаря этому тургорное давление. Оболочка сумки при этом растягивается. У Ascobolus, например, сумка при этом наполовину высовывается над общей поверхностью гимения и сильно раздувается в ширину в верхней свободной части. Споры в это время помещаются в самой верхней части ее, так как всплы-

вают в более тяжелой жидкости ее содержимого (рис. 61, *1*). Наконец, растянутая оболочка сумки разрывается в верхней более слабой части, и споры вместе с жидким содержимым сумки с силой выбрасываются на расстояние в несколько сантиметров [1]. Нередко при этом споры оказываются склеенными друг с другом в общий пакет, что, увеличивая массу, увеличивает и дальность полета (у Ascobolus immersus, например, до 35 *см*). У многих пиреномицетов выбрасывание аскоспор, имея в основе тот же механизм, отличается тем, что, по мере созревания и растягивания, сумки по очереди высовываются через узкое отверстие плодового тела и выпрыскивают свое содержимое (рис. 62, *1*). Среди них у Pleurage curvula наблюдалось отбрасывание спор на 45 см (наибольшая дальность «стрельбы» у аскомицетов). В некоторых случаях (например у Sphaeria) споры выбрасываются не все сразу, а по одной. Это обусловливается тем, что на верхушке сумки образуется очень узкое отверстие, через которое спора лишь с трудом может быть протиснута. После того как одна из них будет выброшена (вместе с частью жидкого содержимого), тургорное напряжение сумки, конечно, несколько понизится, так что следующая спора, ставшая на место первой, лишь закупоривает отверстие, но не проскакивает дальше (рис. 62,2). Постепенно тургор сумки снова повышается и, наконец, выталкивает и вторую спору, как пробку из горлышка бутылки с квасом и т. д. Опорожнение сумок может быть стимулировано температурой, действием тока воздуха, парами эфира, хлороформа, растворами некоторых водоотнимающих и ядовитых веществ. При этом начинается столь усиленная «стрельба» сумок, что над гимением поднимаются целые облака выброшенных спор. Механизм этого действия сводится, повидимому, к тому, что создается известное напряжение между наружным, подвергшимся действию, например, сухого воздуха слоем сумковой оболочки и внутренним ее слоем. В результате

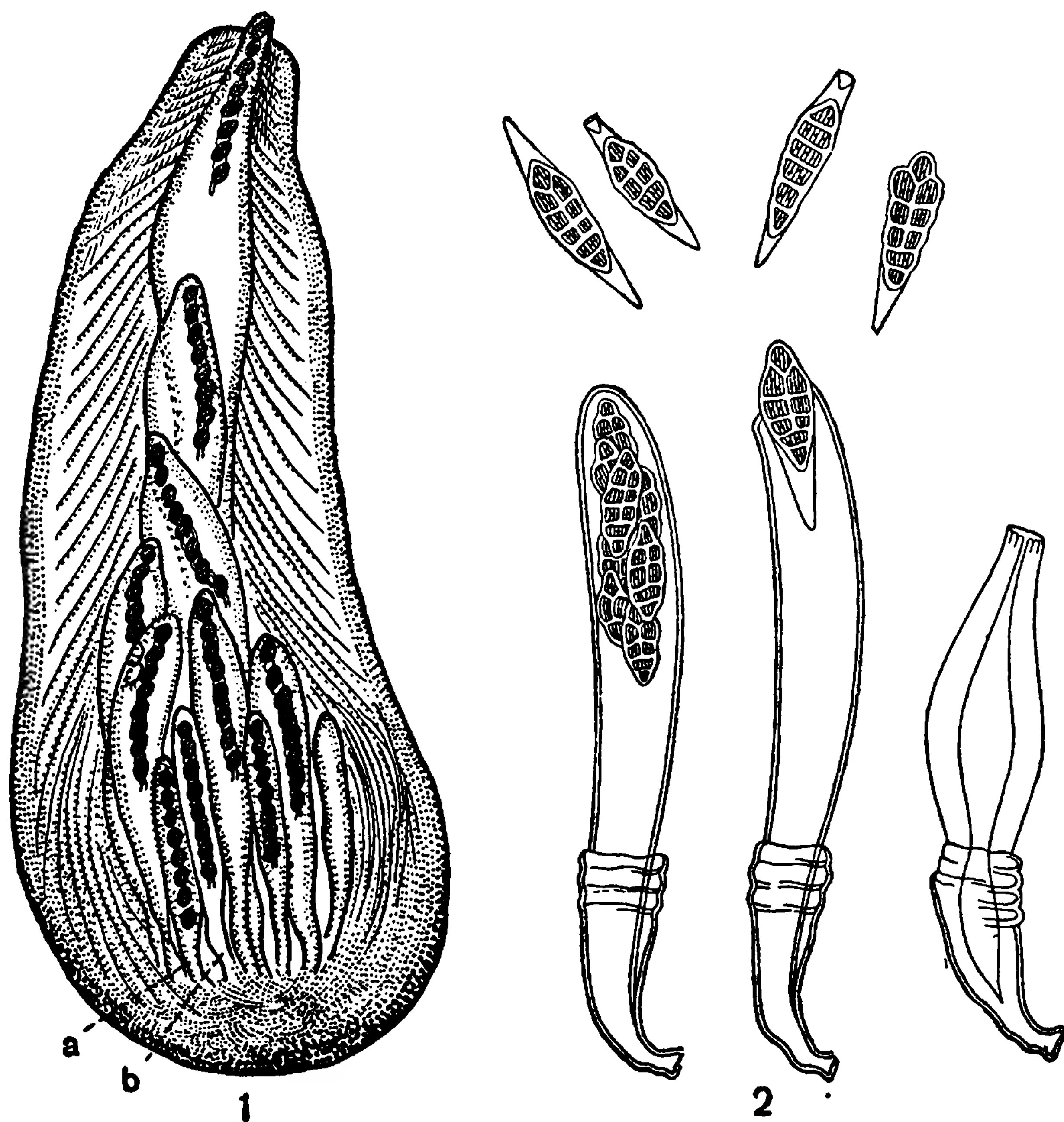


Рис. 62. *1* — Pleurage, перитеций, «стреляющий», из постепенно созревающих асков, *2* — Sphaeria scirpi: постепенное выбрасывание спор, ранний разрыв наружного слоя оболочки сумки и растягивание внутреннего слоя.

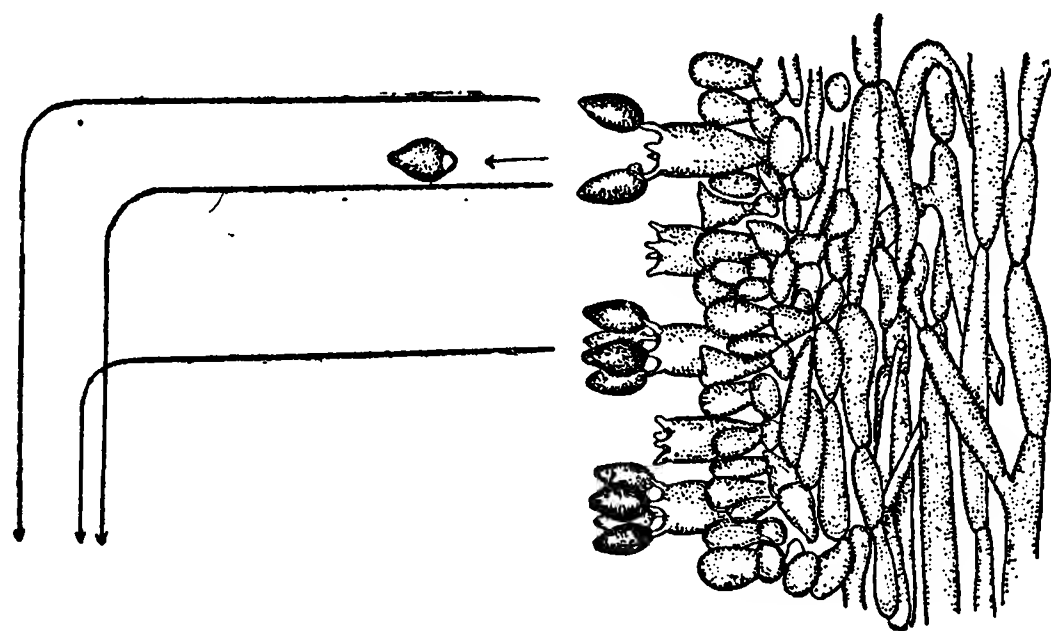


Рис. 63. Coprinus sterquilinus, отбрасывание базидиоспор.

[1] Место разрыва сумковой оболочки предопределено заранее и весьма постоянно для отдельных видов и целых групп. Так, например, у Helvellaceae оболочка разрывается кольцевой трещиной под самым верхним концом сумки, так что отделяется крышечка. У Sclerotinia и некоторых других образуется отверстие на самой верхушке, где находится более разбухшая и очевидно менее прочная часть оболочки.

такого напряжения оболочка разрывается на заранее намеченном более слабом месте, подобно тому как от аналогичного напряжения трескается неравномерно нагретое или просто плохо закаленное стекло (Ziegenspeck, 1925). Наличие напряжения между слоями сумковой оболочки ясно видно, например, у Sphaeria или Pleospora, где при растягивании сумки наружный слой разрывается и остается в виде воротника у основания, а внутренний растягивается дальше, до момента выбрасывания спор (рис. 62, *2*).

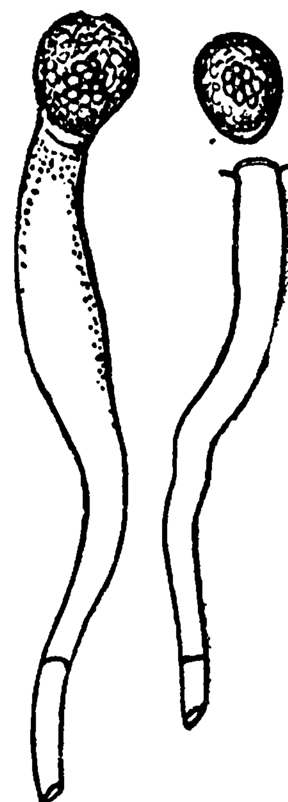


Рис. 64. Conidiobolus, отбрасывание конидий.

Базидиоспоры гименомицетов отбрасываются аналогично действующими осмотическими аппаратами. Споры здесь отделяются большей частью не одновременно с базидии и отлетают всего на расстояние 0,1—0,2 *мм* (рис. 63). Надо думать, что такая слабость «выстрела» зависит от того, что здесь осмотическое давление базидии передается через чрезвычайно узкий канал стеригмы, что создает большое трение и ослабляет ускорение. Несколько дальше «стреляют» базидии Tremellales (0,5 *мм*) и Uredinales (0,6—0,8 *мм*).

Некоторые конидии отбрасываются таким же осмотическим аппаратом. Это имеет место, например, у Basidiobolus, где конидиеносец повторяет в миниатюре строение спорангиеносца Pilobolus. У Empusa, Conidiobolus и других энтомофторовых имеется несколько иной в подробностях аппарат. Конидиеносец здесь не разрывается на вершине, но при созревании происходит растворение межклетной пластинки в поперечной перегородке, отделяющей конидию от конидиеносца. Благодаря этому в известный момент прилежащие стенки той и другой, бывшие раньше приплюснутыми от взаимного давления, внезапно отрываются друг от друга, выпучиваясь наружу, следуя тургорному давлению в клетках. Так как это выпучиванье происходит резко, то в результате создается толчок, который и отбрасывает конидию на 1—2 *см* (рис. 64).

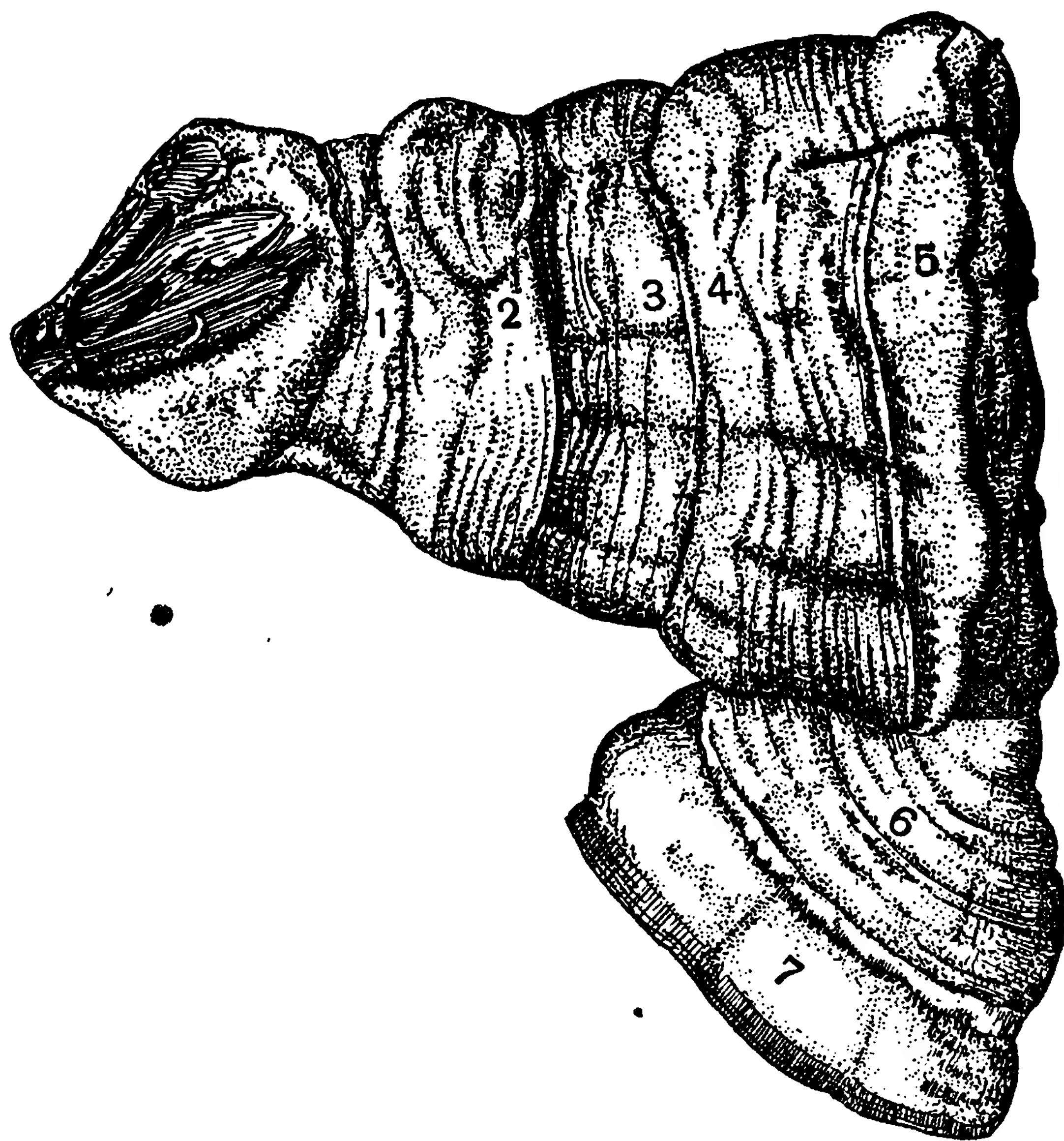


Рис. 65. Плодовое тело Fomes—геоморфизм. Цифры обозначают годы существования плодового тела: *1—5* — в одном положении и *6—7* — в другом.

Наиболее сложный аппарат мы имеем у Sphaerobolus (из гастеромицетов). Замкнутое шаровидное плодовое тело этого гриба имеет около 1 *мм* в диаметре. Оно состоит из средней части (глеба), содержащей базидии, и оболочки. В последней различается несколько слоев разного анатомического строения. Из них наиболее важны: 1) самый внутренний, составленный из крупных клеток, и 2) следующий за ним волокнистый слой из тонких гиф. При созревании сначала разрывается в верхней части вся оболочка плодового тела и отворачивается медленно вниз вследствие набухания самого внутреннего слоя, что происходит в результате превращения гликогена его клеток в сахар с соответственным увеличением их тургора. Указанный процесс продолжается и дальше после раскрывания оболочки. В результате получается напряжение между сдавленным внутренним слоем и охватывающим его снаружи мало растяжимым волокнистым слоем. Это напряжение разре-

шается таким образом, что оба слоя отрываются от других и быстро выворачиваются на изнанку, так что сдавленный слой делается наружным, выпуклым, а растянутый (волокнистый) — внутренним, вогнутым. Выворачивание происходит столь энергично, что отбрасывает глебу (спорсодержащую массу) на расстояние более 1 м, а у Sphaerobolus Jova даже до 4 *м* вверх — это наиболее сильный отбрасывающий аппарат, известный у грибов (рис. 66).

В общем можно сказать, что из двух главнейших групп грибов, у которых широко распространено активное отбрасывание спор, у аскомицетов оно гораздо сильнее, чем у гименомицетов. Это обстоятельство наложило отпечаток и на организацию плодовых тел у названных групп. У аскомицетов образующий сумки слой располагается обыкновенно на верхней стороне, и самые сумки ориентированы вверх. Высокое, на 10 см и больше, подбрасывание спор доста-

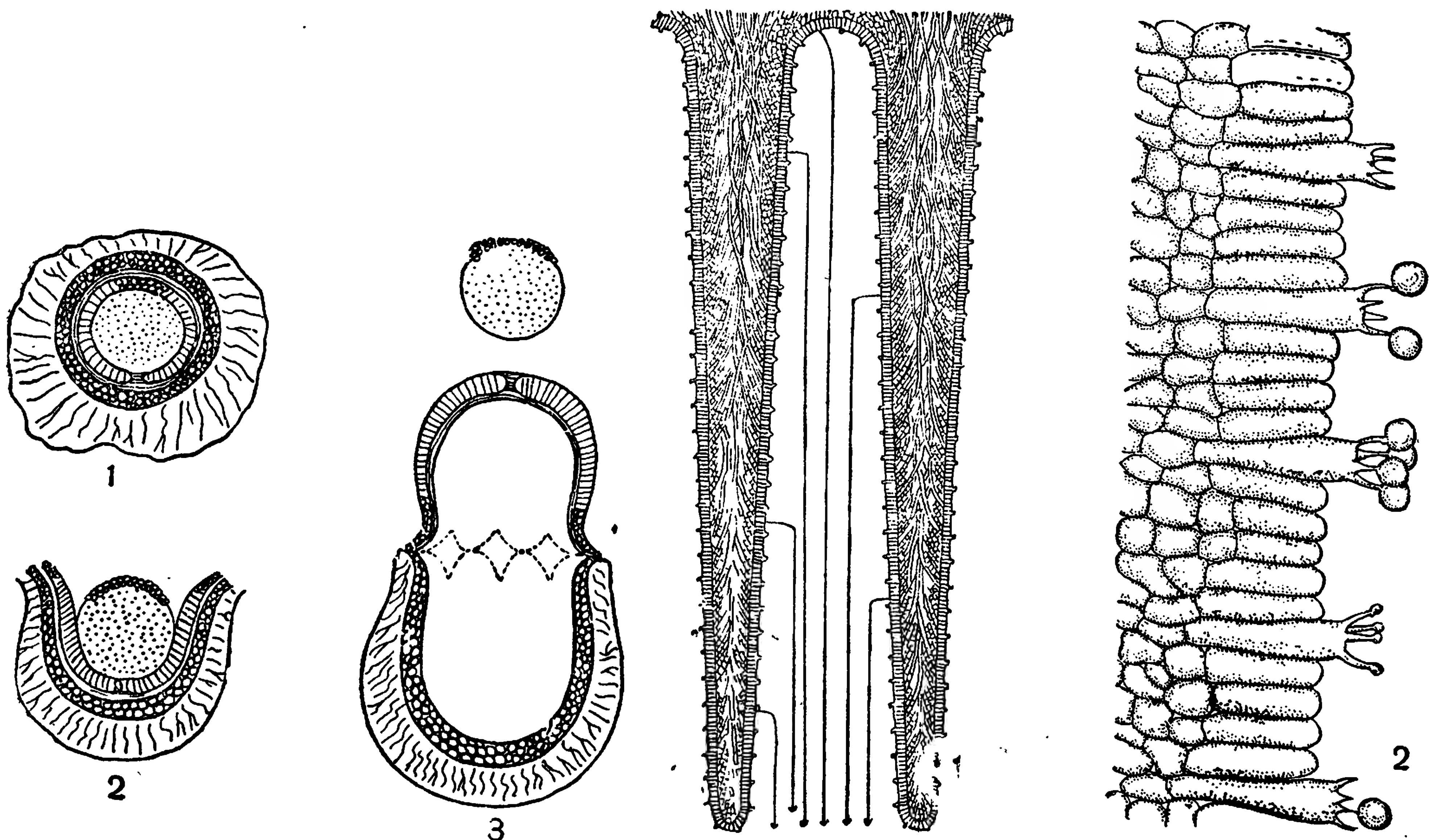


Рис. 66. Sphaerobolus stellatus, отбрасывание споровой массы из плодового тела; *1—3* — последовательные стадии.

Рис. 67. *1* — Схема вертикального разреза через пластинки шляпного гриба, траектории падения спор; *2* — гимений.

точно здесь для того, чтобы во время этого полета они были подхвачены токами воздуха. Что касается гименомицетов, то у них незначительное отбрасывание спор (0,1—0,2 мм) достаточно лишь для того, чтобы отделить их от липкой поверхности гимения. В соответствии с этим гимений располагается здесь на нижней поверхности, так что отброшенные споры могут свободно падать дальше в силу тяжести. Такое свободное падение возможно лишь в том случае, если гименофоры в виде, например, пластинок у Agaricaceae или трубок у Polyporaceae установлены строго вертикально. По вычислениям Buller при отклонении пластинок шампиньона только на 5° от вертикали уже около половины спор не может выпасть из щели между ними. При отклонении на 9° 30′ должно застрять 4/5 спор. В связи с этим гименофор ориентируется, как правило, строго вертикально, что обеспечивается сильно выраженными у гименомицетов геотропическими изгибами (рис. 67). У некоторых Coprinus (C. plicatilis и др.) ножка плодовых тел, положенных горизонтально, изгибается на 90° в течение всего 17 минут. У грибов с более массивной ножкой, как у шампиньона, геотропически изгибаются в аналогичных случаях главным образом самые пластинки. У трутовиков с копытообразными плодовыми телами сила тяжести оказывает формирующее действие на плодовое тело. Если оно развивалось сначала на вертикально стоящем дереве, то гимениальный слой конечно образуется

снизу. Если дерево затем упало, то несшая гимений сторона оказывается теперь ориентированной в бок, и здесь дальнейшее развитие гимения прекращается; но на стороне, обращенной теперь книзу, залагаются новый гименофор и гимений на нем (рис. 65) [1].

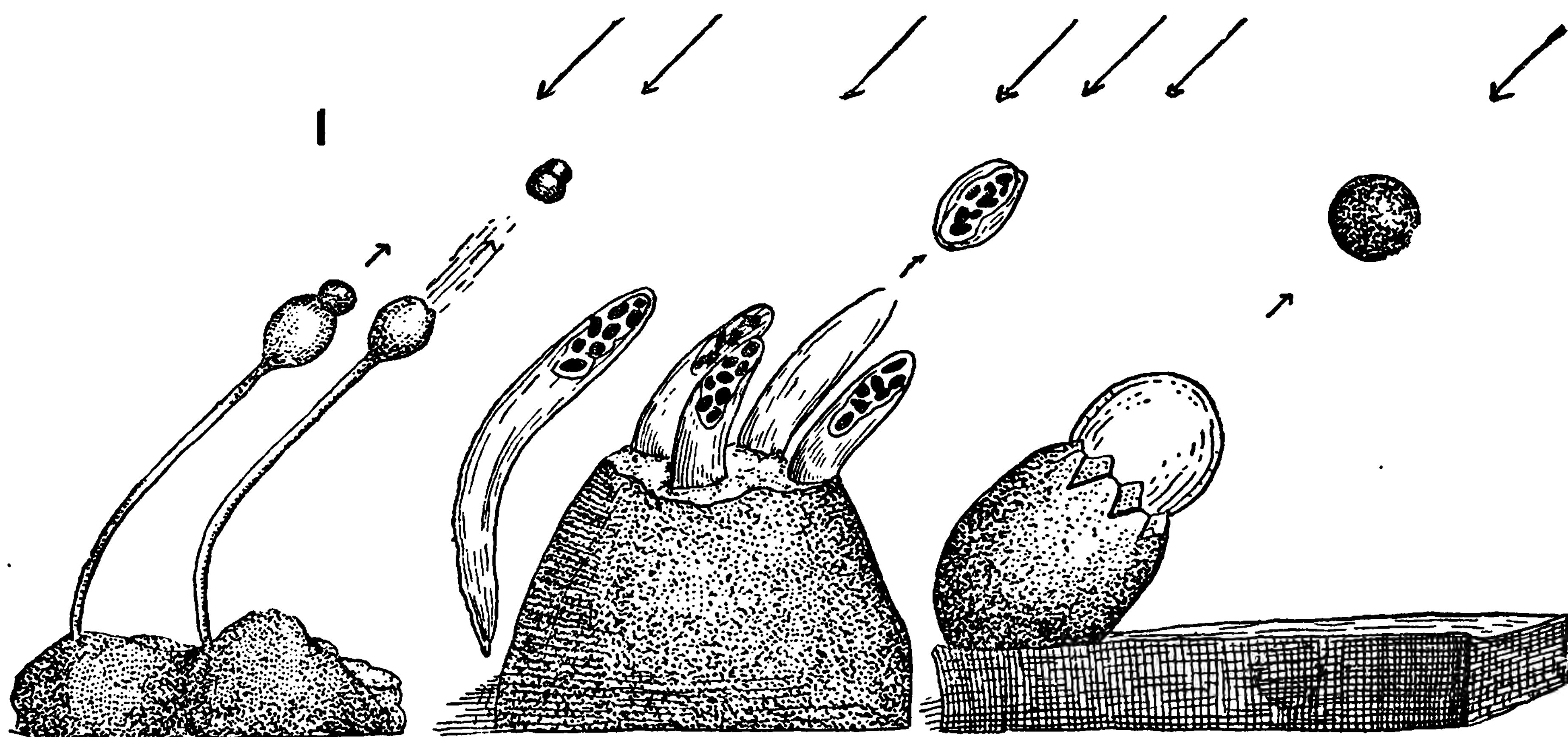


Рис. 68. Слева направо: Pilobolus, Ascobolus, Sphaerobolus. Направление «выстрела» к источнику света (стрелки).

У форм с мощными стреляющими аппаратами споровая масса также не всегда подбрасывается вертикально. При косом освещении она отбрасывается по направлению к источнику света, что объясняется положительным фототропизмом спороносцев (рис. 68).

ЛИТЕРАТУРА

Buller, 1909—1933. Researches on Fungi, v. I—V.

Falk, 1916 и 1923. Ueber die Sporenverbreitung bei den Ascomyceten. Mycol. Untersuch. u. Berichte.

Fischer und Gäumann, 1929. Biologie der pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze, Jena.

Ingold, 1933. Spore discharge in the Ascomycetes. New Phytol., v. 32.

Ziegenspeck, 1925. Schleudermechanismen von Ascomyceten. Bot. Archiv, Bd. 13.

Глава XII

СПОРЫ

Строение спор. Споры грибов представляют наименее изменяемый их орган и имеют поэтому большое значение для систематики, особенно для видовых и более мелких подразделений. Отвлекаясь здесь от их происхождения, с точки зрения готового строения мы можем различить, во-первых, зооспоры, и во-вторых, споры, лишенные подвижности и покрытые оболочкой. При всем различии строения зооспор, какое наблюдается в отдельных группах (одножгутиковые, двухжгутиковые, симметричные, асимметричные и т. д.), в основе своей строение их довольно сходно. Всюду мы имеем голый одноядерный участок протоплазмы. При прорастании он одевается оболочкой, превращаясь в округ-

---

[1] Среди трутовиков и некоторых других базидиомицетов встречается немалое количество так называемых ресупинатных форм с плодовыми телами в виде плоских тел, плотно прилегающих к субстрату. Их гимениальный слой развивается на свободной поверхности и может быть ориентирован кверху. Обыкновенно он сухой, не липкий, и базидиоспоры здесь сдуваются токами воздуха.

лую клетку, и делается при этом нередко многоядерным (например у сапролегниевых) [1]. Споры, покрытые оболочкой, значительно разнообразнее по форме и строению. Залагаются они всегда как одноклетное образование более или менее округлых или овальных очертаний и, пожалуй, в большинстве случаев такими и остаются, только увеличиваясь в размерах. Однако при дальнейшем развитии споры нередко меняют свою первоначальную форму, вытягиваясь в цилиндрическое или нитевидное образование, или принимая другие более сложные очертания, получая различные придатки и т. д. Особенно это часто наблюдается у конидий (стр. 82), но встречается и среди других спор, например, у аскоспор Claviceps, Cordyceps, Rhytisma и многих других, где аскоспоры нитевидно вытянуты. Лишь базидиоспоры в огромном большинстве случаев сохраняют более простую округлую или только слегка вытянутую форму (исключение, напри-

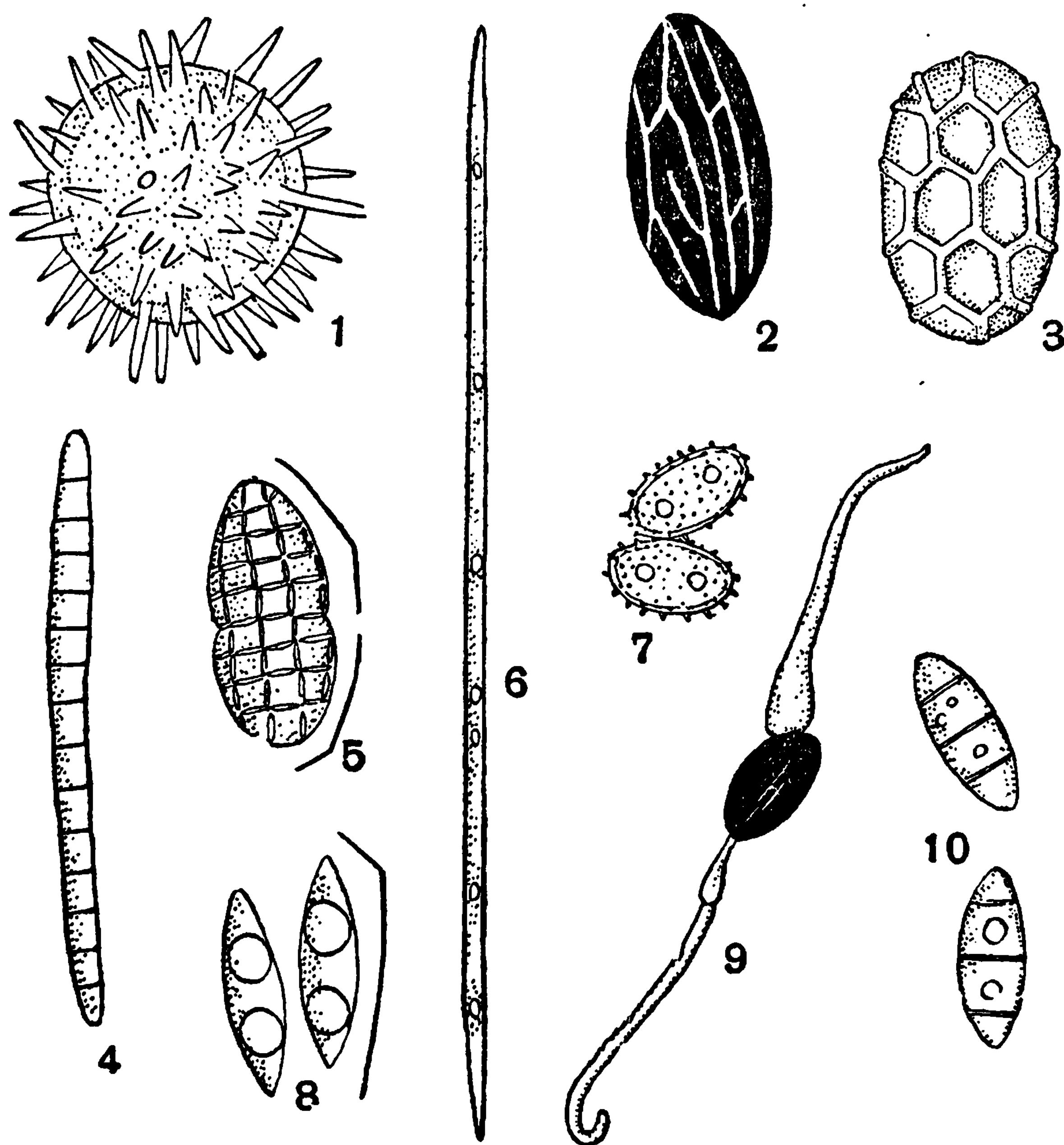


Рис. 69. Аскоспоры: *1* — Choiromyces meandriformis, *2* — Ascobolus glaber; *3* — Peziza aurantia, *4* — Geoglossum hirsutum, *5* — Hysterographium fraxini; *6* — Lophodermium arundinaceum, *7* — Lachnea scutellata, *8* — Peziza coccinea, *9* — Pleurage fimiseda, *10* — Hysterium pulicariae.

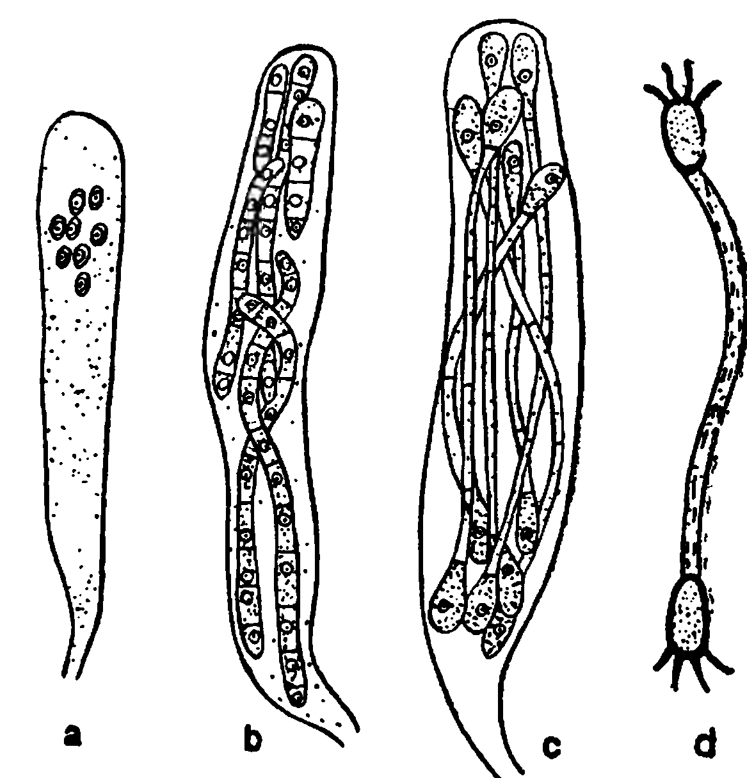


Рис. 70. Pleurage zygospora, развитие аскоспор: а, в, с, — последовательные стадии; d — зрелая, распадающаяся на две, аскоспора.

мер, — нитевидные базидиоспоры у Tilletia). Первоначальная одноклеточность также нередко нарушается, и получаются многоклетные, или сложные споры. Это явление отмечено было уже для конидий (стр. 82), но оно нередко встречается и среди аскоспор (например Pleospora, Sphaeria и многие другие Sphaeriaceae) (рис. 69). Клетки таких сложных спор остаются обыкновенно прочно соединенными, так что весь комплекс функционирует как единая спора, хотя каждая клетка его и прорастает своей ростковой трубочкой. Реже наблюдается распадение на отдельные клетки, например, у своеобразных аскоспор Pleurage zygospora. Они залагаются в виде округлых клеток, но затем вытягиваются в многоклеточную нить. Конечные клетки ее вздуваются и получают особого строения оболочки, превращаясь собственно в споры. Первое время они попарно соединены средней нитевидной частью, а затем вследствие резорбирования ее отделяются друг от друга (рис. 70).

От сложных спор нужно отличать спорокучки, которые представляют собрание самостоятельных по своему развитию спор, но только склеенных

[1] Насколько известно, единственным исключением в указанном отношении являются зооспоры Synchytrium, которые прорастают, не одеваясь оболочкой, а прямо переливаясь в голом виде в клетку хозяина.

друг с другом. Особенно известны такие образования у некоторых Ustilaginales, где часто наблюдается даже известная диференцировка слагающих их клеток: одни заполнены протоплазменным содержанием и способны к прорастанию, другие, отмершие, наполнены воздухом и играют часто роль плавательного аппарата (см. Ustilaginales в системат. части).

Споровая оболочка является большей частью утолщенной, и обыкновенно в ней удается различить наружный слой, или экзоспорий, и внутренний, или эндоспорий [1]. Иногда эта диференцировка делается заметной только при действии реактивов, вызывающих взбухание стенки (например от серной кислоты) или в момент прорастания (см. ниже, стр. 129). Если, как часто бывает, оболочка споры окрашена, то пигмент большей частью отлагается в экзоспории. Наружная поверхность экзоспория или остается совершенно

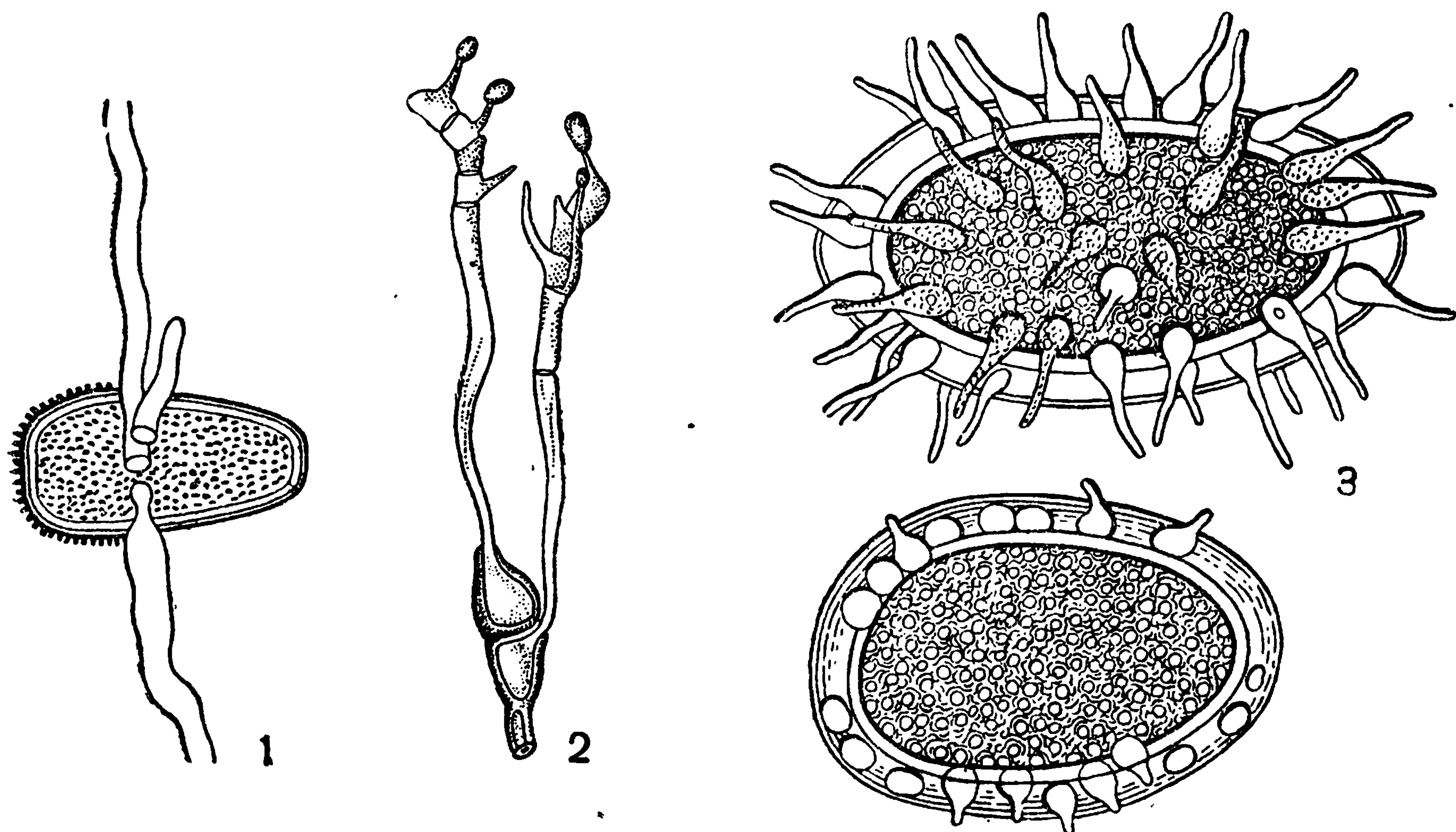


Рис. 71. Ростковые поры и прорастание через них. *1* — уредоспора; *2* — телейтоспора Puccinia graminis; *3* — аскоспора лишайника Mycoblastus.

гладкой (аскоспоры некоторых видов Peziza, телейтоспоры многих Puccinia, спорангиоспоры некоторых Mucoraceae) или чаще получает различную скульптуру в виде мелких бугорков (конидии Aspergillus, хламидоспоры Ustilago avenae, уредоспоры некоторых ржавчинников), шипиков (аскоспоры Choiromyces), или ребрышек, соединяющихся в сетку (аскоспоры Peziza aurantia, хламидоспоры Tilletia tritici) (рис. 69).

Поры. В оболочке многих спор замечаются особые поры, которые часто служат местом прорастания (ростковые поры, рис. 71). Они представляют более тонкие места в оболочке, обыкновенно резко отграниченные от остальной ее массы и в набухшей споре часто слегка выпячивающиеся наружу. Образование пор может происходить как за счет эндоспория, так и экзоспория. Первое имеет место, например, в уредоспорах Puccinia, где на оптическом сечении ясно замечается выемка с внутренней стороны эндоспория. Наоборот, ростковые поры у телейтоспор тех же ржавчинных грибов образованы преимущественно за счет экзоспория. Это же имеет место у многих базидиоспор и аскоспор. При рассматривании с поверхности поры имеют большей частью округлые очертания и на окрашенной оболочке выступают часто как светлые

---

[1] Иногда экзоспорий прикрыт снаружи еще тонкой бесструктурной пленкой, имеющей вид кутикулы. Это наблюдается, например, в некоторых конидиях, где такая пленка, повидимому, образуется из первичной оболочки конечной части конидиеносца, из которой развивается конидия. В зрелом состоянии она чаще исчезает, но иногда сохраняется. В сложных спорах (не только в конидиях, но и аскоспорах) такая, имеющая характер кутикулы пленка облекает всю их поверхность и должна иметь известное значение для удержания клеток в соединении друг с другом.

пятна, но иногда, как например в аскоспорах Ascobolus, они вытянуты щелевидно (рис. 69, *2*).

Как особую диференцировку споровой оболочки следует отметить еще так называемую палочковую структуру (Stäbchenstruktur) в эцидиоспорах Uredinales. Она захватывает только экзоспорий и имеет вид тесно расположенных радиальных черточек, пронизывающих его толщу. Судя по всему, эти черточки представляют границы, или канальцы, между призматическими участками, слагающими здесь экзоспорий.

Особо сложное строение имеют оболочки ооспор у Peronosporaceae и зигот у Mucoraceae. У последних различается целых пять слоев, из которых три внутренних бесцветны, а наружные несут темный пигмент или только в одном слое (более внутреннем) или в обоих. У ооспор Peronosporaceae наружный часто неправильно бугристый слой оболочки выделяется собственно не самой спорой, а образуется периплазмой. Последнее, вероятно, имеет место и у ряда аскоспор.

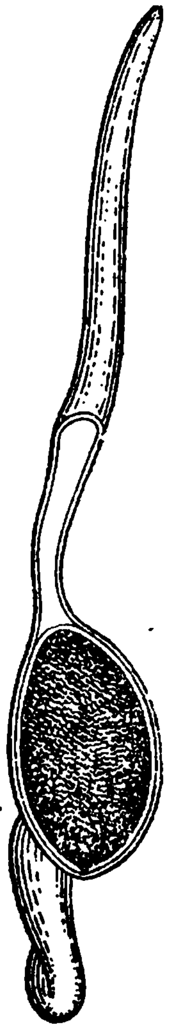


Рис. 72. Аскоспора Pleurage fimiseda с слизистыми шнурами.

Что касается химического состава оболочки спор, то он изучен в общем далеко не достаточно. У конидий Peronosporaceae оболочка дает иногда синее окрашивание с $J+H_2S0_4$, т. е., вероятно, состоит из вещества, близкого к целлюлозе. Спорангиоспоры и хламидоспоры мукоровых имеют, по Mangin, оболочку из каллезы. В большинстве же случаев состав споровой оболочки, вероятно, такой же в основе, как и у других клеток грибов, т. е. состоит из близких к целлюлозе полисахаридов с примесью хитиновых веществ. В экзоспории, кроме упомянутого уже отложения пигментов, наблюдается часто нечто вроде кутинизации, а также отложение жироподобных и воскоподобных веществ. Последнее наблюдается особенно у конидий, например у Penicillium, благодаря чему они плохо смачиваются водой. Экзоспорий в общем отличается стойкостью даже к таким реактивам, как серная кислота, малой проницаемостью для воды и слабой сравнительно растяжимостью, благодаря чему при набухании споры перед ее прорастанием он часто разрывается.

Кроме твердых оболочек, многие споры, особенно аскоспоры, имеют еще наружные слизистые обвертки. У Ascobolus immersus, например, они окружают споры широким со всех сторон слизистым контуром (рис. 61, *2*). У Ascobolus furfuraceus и некоторых других этот контур слизи имеется только с одной стороны. Отсюда переход к слизистым привескам, которые прекрасно выражены, например, в аскоспорах Pleurage (рис. 72), где имеют вид двух толстых слизистых тяжей, отходящих от противоположных концов споры. Состав этой споровой слизи не изучен. Она бесцветна, набухает и в конце концов растворяется в воде. Биологический смысл ее заключается в том, что благодаря ей споры легко прилипают к разным предметам, что имеет большое значение при активном разбрасывании их.

С о д е р ж и м о е с п о р ы состоит из густой протоплазмы, лишенной до начала прорастания крупных вакуолей и содержащей значительные количества запасных питательных веществ, главным образом жира. Последний в виде блестящих капелек располагается часто в споре в определенном месте и определенном числе, так что служит иногда даже систематическим признаком (в овальных аскоспорах очень обычно, например, присутствие жира в виде двух капель, помещенных в фокусах эллипса). Клеточные ядра в спорах обнаруживаются обыкновенно только окраской (исключение — многие телейтоспоры Uredinales, где ядра видны и на живой споре).

Число клеточных ядер в спорах у разных грибов бывает различным. У низших грибов зооспоры, как было уже указано, всегда одноядерны. Что же касается спорангиоспор, покрытых оболочкой, типично представленных у мукоровых, то в обычных спорангиях у большинства представителей они уже

залагаются как многоядерные образования, но в зародышевых спорангиях (вырастающих непосредственно из зиготы) они залагаются обыкновенно как одноядерные и лишь вторично делаются многоядерными. Также и конидии у низших грибов залагаются как многоядерные образования.

У высших грибов среди базидиомицетов число ядер в спорах в общем соответствует одноядерности или многоядерности клеток мицелия. Особенно хорошо это выражено у ржавчинных грибов. Здесь пикноспоры и базидиоспоры, принадлежащие к гаплоидной фазе, одноядерны, а диплоидные эцидиоспоры и уредоспоры — двуядерны. Телейтоспоры в молодости также содержат по два ядра в клетке, но при созревании они сливаются в одно диплоидное ядро. Аналогичное развитие имеют и хламидоспоры головневых грибов: в молодости они двуядерны, а затем ядра в них сливаются. Что касается базидиоспор, то они, как правило, залагаются одноядерными, хотя у некоторых, еще сидя на базидии, делаются вторично дву- или многоядерными (например Hypochnus terrestris, шампиньон). У гастеромицетов такая первичная одноядерность и вторичная двуядерность базидиоспор является уже правилом. Наконец, конидии базидиомицетов, образуясь на гаплоидном мицелии (одноядерном), являются обычно одноядерными, а на диплоидном (двуядерном) — дву- многоядерными.

Аскоспоры, как правило, залагаются одноядерными; исключением является Neurospora tetrasperma (Dodge, 1927), Pleurage anserina и некоторые другие, у которых каждая аскоспора закладывается около двух ядер (рис. 137, *2*). Позднее аскоспоры очень часто делаются вторично многоядерными (например, крупные аскоспоры Verpa bohemica содержат по нескольку десятков ядер). Наконец, конидии аскомицетов (и примыкающих к ним несовершенных грибов), бывают и одноядерными, и многоядерными, причем чаще встречаются вторые, в соответствии с бо́льшим распространением многоядерности и в вегетативных клетках аскомицетов. Одноядерность конидий (как и вегетативных клеток) типична, например, для всех Erysiphaceae. Тоже изолированно встречается и у представителей других групп аскомицетов. Например, среди Plectascales одноядерные конидии имеются у Thielavia basicola и Aspergillus nidulans (другие виды Aspergillus имеют многоядерные конидии).

Биологическое значение спор. По своему биологическому значению споры грибов могут быть разделены на две основные категории. Одни, называемые покоящимися спорами (Dauersporen), служат главным образом для сохранения вида в течение периода, неблагоприятного для вегетации; другие, называемые спорами размножения, или пропагативными спорами (propagative Sporen), служат для быстрого размножения. Эти две категории хорошо в общем характеризуются целым рядом и других свойственных им черт.

Пропагативные споры:

1) Образуются обыкновенно в очень больших количествах и показывают целый ряд приспособлений для рассеивания. (Данные, приведенные выше в главе «Биология размножения», стр. 116 и след., относятся именно к пропагативным спорам.)

2) Способны прорастать тотчас же после образования и даже нередко в недозрелом состоянии. Например, иногда аскоспоры, извлеченные из сумки, оказываются способными прорастать даже в том случае, если их споровая оболочка не выработала своего нормального цвета или структуры.

3) Прорастают обыкновенно вегетативно, мицелием. Как на исключение можно указать здесь на так называемые конидии пероноспоровых, прорастающих обычно прямо в зооспорангий. Однако по существу эти образования, хотя и сходные по внешности с конидиями, представляют на самом деле целые спорангии, которые только отваливаются целиком. При этом делается понятным их способ прорастания.

4) Быстро теряют всхожесть. Особенно резко это выражено у зооспор, сохраняющих способность к прорастанию немного часов и немедленно погибающих при высыхании. Покрытые оболочками споры более стойки, но и здесь, например, конидии Peronospora parasitica и других пероноспоровых, теряют

всхожесть при сухом хранении в 10 дней. С другой стороны, здесь нередко наблюдается и значительно большая выносливость. Например, эцидио- и уредоспоры некоторых ржавчинников сохраняют всхожесть до 6 и даже 9 месяцев (уредоспоры Cronartium ribicola). Наконец, спорангиоспоры некоторых мукоровых и особенно некоторые конидии сохраняются годами (для конидий Penicillium glaucum установлено 2 года и для Cladosporium herbarum — больше 10 лет).

5) По своей морфологической природе пропагативные споры принадлежат большею частью к гаплоидной генерации и являются или чисто бесполыми продуктами, как конидии и спорангиоспоры, или, хотя и берут свое начало от полового воспроизведения, как аско- и базидиоспоры, имеют перед своим образованием редукционное деление. Лишь в виде исключения они относятся к диплоидной генерации как эцидио- и уредоспоры ржавчинных грибов.

Покоящиеся споры характеризуются противоположными чертами. Они:

1) Образуются часто в небольшом числе, нередко внутри субстрата и лишены особых приспособлений для рассеивания.

2) Не способны к немедленному прорастанию и нуждаются в так называемом периоде покоя, во время которого происходят, повидимому, какие-то процессы дозревания, мало выясненные в своей сущности. В нашем умеренно-холодном климате этот период покоя большею частью соответствует зимнему времени. При этом соответственные условия, как временные понижения температуры, смена увлажнения и высыхания не только не задерживают этого дозревания, но даже содействуют ему. По мере его хода, способность спор к прорастанию все увеличивается, достигая в известный момент maximum'а, а затем снова начинает падать. Например, ооспоры Plasmopara viticola, образовавшиеся в конце лета, начинают обнаруживать всхожесть уже в декабре, но требуют при этом для прорастания больше 12 дней; в марте этот срок уменьшается до 8 дней, а в июне споры прорастают уже через два дня после посева (maximum энергии прорастания). Особенно много таких примеров можно указать для телейтоспор большинства ржавчинных грибов. Как правило, они не прорастают в год своего образования и приобретают всхожесть только со следующей весны, притом после зимовки в природных условиях, тогда как хранение их зимой в закрытом помещении без смены температуры и влажности большею частью не дает прорастания. Достигая maximum'а в начале лета, энергия прорастания их затем падает и осенью уже большей частью совсем затухает.

3) Прорастают обыкновенно фруктификативно. При этом спора или прямо превращается в спорангий (ооспоры многих пероноспоровых), или дает короткую трубку, кончающуюся спорангием (зиготы мукоровых), или, наконец, дает базидию, производящую экзогенные споры (хламидоспоры головневых и телейтоспоры ржавчинных). Редко покоящиеся споры прорастают прямо в мицелий (ооспоры Monoblepharis).

4) Долго сохраняют всхожесть. Сохранение всхожести до следующего года здесь является в общем правилом, но в некоторых случаях способность к прорастанию сохраняется и дольше, в течение ряда лет, например у хламидоспор Tilletia tritici до $8^1/_2$ лет; нужно однако иметь в виду, что так долго сохраняется всхожесть только у немногих спор Tilletia, большинство перестает прорастать раньше [1].

...родолжительность сохранения всхожести покоящимися и пропага-
...х пределах перевес, пожалуй, окажется даже на стороне по-
— больше 10 лет). Существенным здесь является то, что для
сохранение способности прорастания является правилом, а
...исключением. Благодаря этому покоящиеся споры являются
вида в течение неблагоприятного периода Впрочем, эта функ-
...орыми другими образованиями. Таковы геммы, хламидоспоры
...ор головневых), склероции, а также часто и обычный мицелий.
...ни представляют вегетативные образования и могут принадле-
диплоидной фазам развития гриба. Например, геммы Phytoph-

5) По морфологической природе покоящиеся споры принадлежат к диплоидной фазе развития гриба и у низших грибов являются непосредственным продуктом оплодотворения, как ооспоры оомицетов и зиготы мукоровых.

Типичными пропагативными спорами являются: спорангиоспоры, конидии, аско- и базидиоспоры. Типичные покоящиеся споры: ооспоры оомицетов, зигоспоры зигомицетов, хламидоспоры головневых, телейтоспоры ржавчинных и некоторые другие.

Прорастание спор, как было указано выше, может быть фруктификативным и вегетативным, причем наиболее обычным является второй способ. Начальные стадии всякого прорастания выражаются в том, что спора впитывает из окружающей среды воду и нередко при этом значительно увеличивается в размерах, растягивая свою оболочку (у мукоровых грибов, например, нередко увеличение споры раза в два по диаметру) (рис. 74, *1*)[1]. Это явление зависит от повышения тургора прорастающей споры, что в свою очередь обусловливается ферментацией запасных веществ ее и превращением их в растворимые осмотически действующие вещества. В связи с их накоплением в прорастающей споре появляются вакуоли. При прорастании обыкновенно бывает заметно, как капли жира начинают исчезать, разбиваясь предварительно на более мелкие капельки. Очевидно, здесь происходит процесс ферментации его. Когда споровая оболочка достаточно растянута, менее растяжимый экзоспорий так или иначе разрывается и происходит дальнейшее растягивание более эластичного эндоспория. У спор, снабженных ростковыми порами, эндоспорий дает сосочкообразные выпуклины как раз в этих более тонких и слабых местах, причем, если ростковых пор несколько, то такие выпуклины могут образоваться против многих из них. Например в уредоспорах злаков образуется 3 сосочка, а у крупных аскоспор лишайников Mycoblastus и Ochrolechia — несколько десятков (рис. 71, *3*). В случае отсутствия ростковых пор происходит разрыв экзоспория или узкой трещиной, или на отдельные кусочки (у некоторых Ascobolus), или, наконец, круговой щелью, отделяющей особую крышечку, как в покоящихся спорах многих хитридиевых.

При наиболее типичном фруктификативном прорастании содержимое споры распадается внутри ее на отдельные участки, которые через разрыв споровых оболочек выходят наружу в виде зооспор и т. п. (покоящиеся споры хитридиевых, ооспоры многих пероноспоровых (рис. 73, *3*). В других случаях после разрыва эндоспорий вытягивается в более или менее длинную ростковую трубочку, которая уже и образует споры, служащие для размножения. При этом они образуются или в спорангиях (зиготы мукоровых, ооспоры Achlya polyandra), или поверхностно (телейтоспоры ржавчинных) (рис. 73, *1*). Таким образом, этот второй способ является в известной степени переходным к более распространенному чисто вегетативному прорастанию, при котором сосочкообразные выпуклины эндоспория разрастаются в гифы мицелия с неограниченным ростом и более или менее обильным ветвлением. С другой стороны, очень нередко обычные пропагативные споры с вегетативным прорастанием при неблагоприятных условиях (недостаток питательных веществ) дают короткую ростковую трубочку, на конце которой отчленяется вторичная конидия. Этот способ может быть отчасти примером обратного перехода от вегета-

---

thora infestans или склероции Claviceps purpurea гаплоидны, а хламидоспоры Nyctalis или склероции Coprinus — диплоидны.

Сверх того, иногда могут переходить в покоящееся состояние плодовые тела или мицелий. Например плодовые тела Polystictus, Daedalea, Schizophyllum и др. могут сохраниться в сухом состоянии несколько лет, не теряя своей жизнеспособности. Также мицелий шампиньона или Coprinus sterquilinus может выдерживать высыхание больше года. В сухом виде эти образования почти так же стойки к разным внешним факторам (температуры и др.), как и покоящиеся споры.

[1] Даже зооспоры перед прорастанием одеваются оболочкой, так что всегда исходной для прорастания является клетка, покрытая оболочкой.

тивного к фруктификативному прорастанию. Вместе с тем он может рассматриваться как переход к прорастанию почкованием, что широко распространено среди различных групп как аскомицетов, так и базидиомицетов (рис. 73, *2*).

В случае прорастания многоклетных спор каждая клетка их прорастает обыкновенно самостоятельно. Наконец, в некоторых случаях наблюдается, что спора, бывшая первоначально одноклетной, делится перед прорастанием на несколько клеток, в дальнейшем прорастающих каждая самостоятельно. Этот способ особенно типичен для базидиоспор некоторых базидиомицетов: Auriculariales, Tremellales из фрагмобазидиомицетов или Vuilleminia и Exobasidiales — из автобазидиомицетов.

Условия прорастания. Первое необходимое условие—это ж и д к а я в о д а, которая дает возможность осуществиться тем осмотическим явлениям, предшествующим прорастанию, о которых упоминалось выше. Правда, нередко

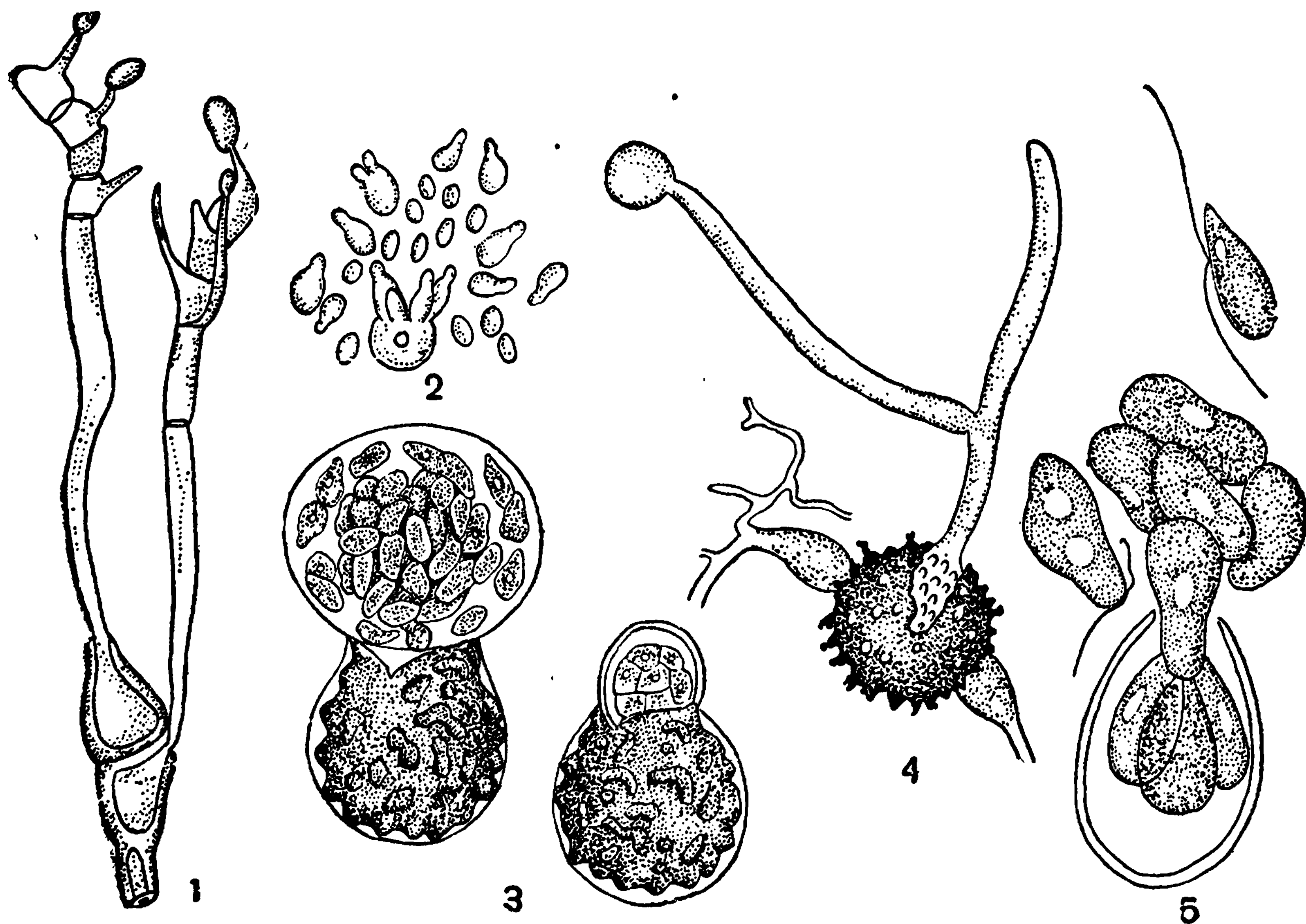


Рис. 73. Фруктификативное прорастание спор: *1* — телейтоспора Puccinia, *2* — базидиоспора Tremella; *3* — ооспора Albugo; *4* — зигоспора Mucor; *5* — «конидия» Phytophthora.

можно видеть, что споры грибов начинают прорастать на поверхности стекла влажной камеры, на дно которой налита вода, т. е. как бы просто в насыщенной водяными парами атмосфере, однако, надо полагать, что здесь на спорах и между ними происходит конденсация росы, т. е. фактически имеется капельно-жидкая вода.

Споры некоторых грибов прорастают просто в воде, и питательные вещества в ней не только не способствуют, но даже мешают прорастанию. К числу таких принадлежат преимущественно споры облигатных паразитов, как Uredinales, Erysiphaceae. Прорастание их происходит только за счет уже имеющихся в споре питательных материалов, и к сапрофитному питанию они не способны. Огромное большинство других грибов, сапрофитов и факультативных паразитов, лучше прорастает в жидкостях, содержащих питательные вещества. У некоторых, как, повидимому, у большинства мукоровых, прорастание спор в чистой воде происходит крайне редко. Очевидно, приток питательных материалов из окружающей среды для этих форм, приспособленных к сапрофитному питанию, является необходимым источником энергии для прорастания. Такой же характер носят споры Pleurage, Coprinus и др. Все это копрофильные грибы, которые в природе встречаются на экскрементах, т. е. в среде с обеспеченным запасом питательных веществ.

Присутствие кислорода также, повидимому, является необходимым условием прорастания спор, хотя во многих случаях оно возможно и при пониженном количестве его, но при этих условиях прорастание идет обычно значительно медленнее. Значение кислорода подчеркивается еще тем обстоятельством, что при проращивании спор в различных жидкостях наиболее обильное и быстрое прорастание показывают часто споры, которые только лежат на поверхности жидкости, но не погружены в нее. Из других газов можно специально отметить CO_2. Как мы видели выше, большое содержание углекислоты подавляет вегетативный рост, на прорастании же спор такого действия не замечается. Так, споры Penicillium прорастают при 60% CO_2, а Plasmopara viticola — при 70%; в некоторых случаях отмечается даже стимуляция прорастания при повышении содержания CO_2 (у хламидоспор головневых). Возможно, что значение углекислого газа заключается в подкислении среды, что в свою очередь увеличивает активность гидролизующих ферментов.

Влияние температуры. Относительно значения температуры для прорастания спор имеются очень многочисленные исследования, произведенные особенно над паразитными грибами с целью выяснения условий инфекции. Однако нужно отметить, что эти исследования в лабораторной обстановке с постоянными температурами не могут быть прямо перенесены в условия природы, где мы имеем постоянные колебания температуры. Для прорастания телейтоспор ржавчинных грибов такие колебания температуры во время зимовки оказывают явно благоприятное действие на прорастание. То же в более узких пределах относится к незимующим уредоспорам и эцидиоспорам. Так, в опытах Эриксона (1894) временное охлаждение уредоспор до 0° сильно повышало их прорастание. В природе подобное значение имеет утренняя роса, сопровождаемая обычно значительным понижением температуры («злая роса» народного представления, после которой наблюдается сильное развитие ржавчины на хлебах). Из различных лабораторных наблюдений выясняется, что кардинальные температурные точки для разных грибов оказываются не одинаковыми и нередко ясно не совпадают с соответственными точками вегетативного роста. В среднем для очень многих грибов minimum прорастания лежит около 3—5° и даже ниже, optimum — около 15° для некоторых паразитов (Uredinales) и около 20—25° для большинства сапрофитов; maximum 35—40°. В частности:

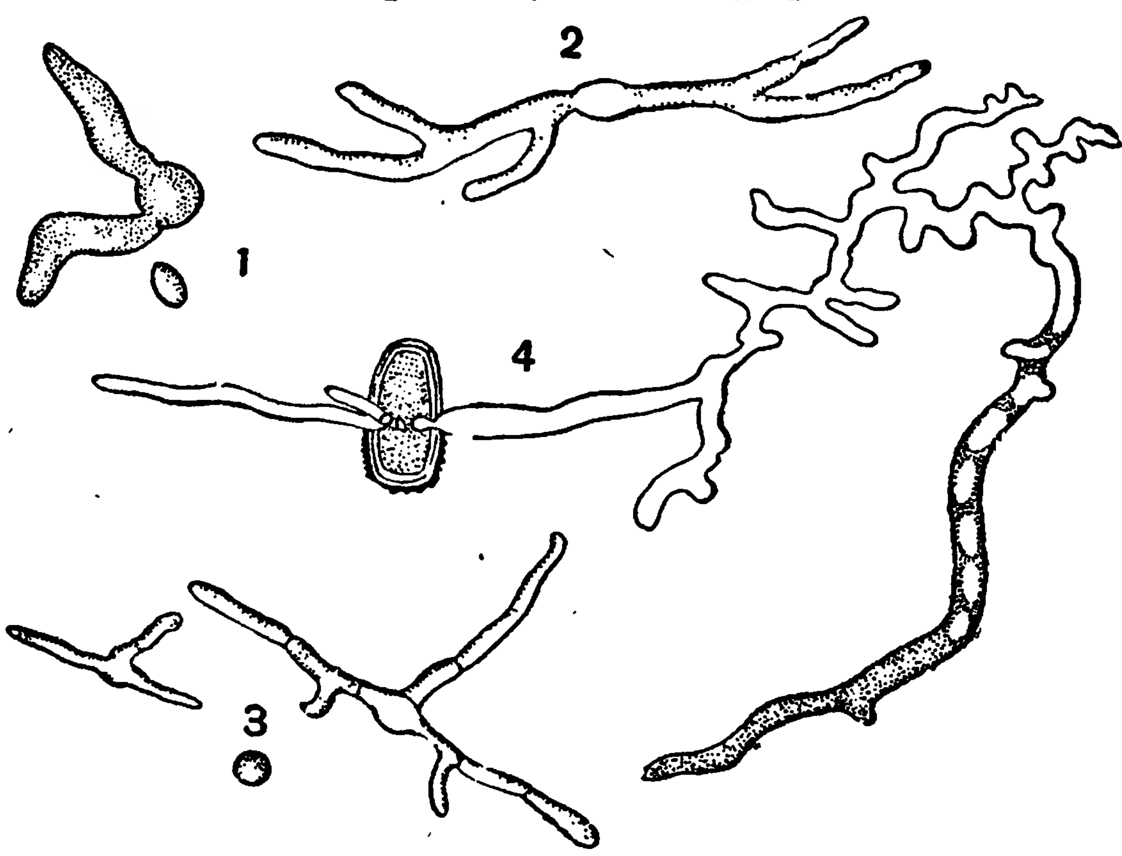


Рис. 74. Вегетативное прорастание спор: *1* —Mucor, спора и начало ее прорастания, 2 — дальнейшая стадия прорастания, *3* — Aspergillus, прорастание конидий; *4* — Puccinia, прорастание уредоспоры.

	min.	opt.	max.
Конидии Penicillium glaucum	1,5—2	22	40—43
Эцидио- и уредоспоры многих Uredinales	3—5	14—16	30
Хламидоспоры головневых (Ustilago hordei, U. avenae. U. tritici)	0—5	20—25	30—35
Хламидоспоры Ustilago maydis и Ust. panici miliacei	5—10	30	35—40

В приведенной таблице обращают на себя внимание различия кардинальных температурных точек для разных видов Ustilago. В общем для Ust. maydis и Ust. panici miliacei они заметно выше, чем для других видов (Ust. avenae

и др.). В этом явлении нужно видеть отражение более южного происхождения кукурузной и просяной головни.

У пероноспоровых кардинальные точки часто лежат очень низко. Например у Albugo candida min.=0°, opt.=10°, max.=25°. У Phytophthora infestans optimum прорастания =10—13°, тогда как для роста мицелия opt. =24°. У некоторых разрушителей древесины весьма сближены opt. и max. Например у Merulius lacrymans opt.=18—22°; max.=26°. Некоторые более термофильные формы имеют optimum выше 30°. Таковы, например, Aspergillus fumigatus (паразиты теплокровных животных), некоторые копрофильные грибы, а также некоторые дрожжи.

Свет умеренной яркости в большинстве случаев не оказывает влияния на прорастание спор, равно как и на дальнейший рост мицелия, и лишь очень яркое освещение прямыми солнечными лучами подавляет прорастание.

Состав среды, подходящий для прорастания, конечно, может быть различным для разных спор. Как уже было указано выше, для спор паразитов часто достаточно простой воды для прорастания, тогда как сапрофиты требуют обыкновенно наличия в ней питательных веществ, пригодных и для дальнейшего роста мицелия. Наиболее обычные и легко культивируемые плесневые грибы оказываются в этом отношении очень неприхотливыми, прорастая на очень различных средах. Другие требуют более определенных и узко ограниченных условий для прорастания спор, так что подобрать состав среды для этого является нередко далеко не легкой задачей. В качестве первого приближения обычно употребляют отвары или вытяжки на холоду из тех естественных субстратов, на которых данные грибы развиваются в природе. К ним прибавляют те или иные количества сахара.

Не малое значение для прорастания спор имеет реакция среды. Правда, некоторые споры обнаруживают в этом отношении большую толерантность; например, аскоспоры Taphrina deformans прорастают в пределах от pH = 3,3 до pH = 9,6. Однако большинство других имеет optimum прорастания в ясно кислом интервале, около pH = 4—5. Такая реакция в общем соответствует наибольшей активности гидролитических ферментов, что, может быть, и обусловливает наилучшее прорастание спор.

Стимуляторы прорастания. В ряде случаев отмечается значительное улучшение прорастания спор от прибавления к питательной среде кусочков живых тканей некоторых растений, причем не обязательно тех, на которых данные грибы нормально развиваются. То же достигается действием отваров тканей, почвенной вытяжки или иногда просто более густым посевом спор. Выше в главе VIII (стр. 72 и след.) было уже указано на вероятное значение таких факторов для роста грибов. Вероятно, и при прорастании спор имеют значение те же причины в виде доставки им стимулирующих веществ типа биоса. С другой стороны, не исключена возможность, что в некоторых случаях здесь действуют поверхностно активные вещества, как фосфатиды (Melin), или просто накопление в среде CO_2, выделяемого внесенной живой тканью или большим количеством спор при посеве. Выше было уже указано на значение этого газа для прорастания (стр. 131). Здесь можно привести еще как пример, что для спор многих головневых устанавливается optimum прорастания при содержании CO_2 около 15% от общего состава атмосферы.

В ряде других случаев прорастание трудно прорастающих спор улучшается, например, предварительной обработкой слабыми кислотами (Ustilago striaeformis, Merulius lacrymans — после обработки лимонной кислотой) или щелочами, парами хлороформа, повышенной температурой (для многих копрофильных грибов несколько минут t° 50—70° и даже выше); далее, нередко помогают механические повреждения наружной оболочки споры, что облегчает поступление воды и т. п.

При всех разнообразных экспериментальных подходах тем не менее споры очень многих грибов с большим трудом дают прорастание или совсем не прорастают. Так, трудно прорастают споры многих шляпных гименомицетов, особенно представителей рода Boletus. То же отмечается у трюфелевых и гастеромицетов. У последних лишь в недавнее время удалось добиться прорастания спор, у Lycoperdon, Crucibulum, Cyathus, Sphaerobolus и установить благодаря этому у последних трех гетероталлизм (Schwarz, 1935; Fries, 1936; Lorenz, 1933).

Распространено мнение, что такие трудно прорастающие или совсем не прорастающие в культуре споры, как у многих гименомицетов, гастеромицетов и трюфелей, в природе должны пройти через кишечник тех или иных животных, поедающих плодовые тела указанных грибов (см. стр. 142).

Кроме указанных внешних условий, на прорастание спор влияет, конечно, и их внутреннее состояние, зависящее как от характера споры (покоящаяся, пропагативная), так и от возраста и условий предварительного хранения. Выше было указано на прорастание ооспор Plasmopara viticola в зависимости от возраста их. То же можно наблюдать у многих зимующих телейтоспор Uredinales. Если добиться преждевременного прорастания их еще в зимние месяцы, то энергия прорастания (% проросших спор за данный промежуток времени) окажется очень небольшой, затем она увеличивается, достигая в первые месяцы лета maximum'а, и постепенно падает к осени. Следующей зимой добиться прорастания большей частью не удается. Аналогичное наблюдается и у пропагативных спор. Например, конидии Colletotrichum с 3-дневной культуры прорастали на 95%, с 29-дневной — на 99%, с 77-дневной — на 44%. Конидии Botrytis cinerea, хранившиеся 6 недель, требуют вдвое больше времени для прорастания, чем 10-дневные. У Phytophthora infestans от возраста конидий зависит даже самый характер их прорастания: молодые прорастают, как правило, в зооспорангий, а более старые — вегетативно в мицелий.

ЛИТЕРАТУРА

Arens, 1929. Untersuchungen ü. Keimung und Zytologie der Oosporen von Plasmopara viticola. Jahrb. f. w. Bot., Bd. 70.

Fischer u. Gäumann, 1929. Biologie der pflanzenbewohn-parasit. Pilze. Jena.

Fries, 1936. Crucibulum vulgare u. Cyathus striatus, zwei Gasteromyceten mit tetrapolarer Geschlechtsverteilung. Bot. Notizer.

Gilbert, 1927. Les spores des champignons superieurs.

Lorenz, 1933/34. Beiträge z. Entwicklungsgeschichte von Sphaerobolus. Archiv f. Protistenkunde, Bd. 81.

Swarz, 1928. Spore germination of Lycoperdon piriforme. Papers Michigan Akad., v. 9.

Глава XIII

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Несмотря на очень большое число исследований, которые целиком или отчасти посвящены изучению флоры грибов и их географии, на основании их нельзя еще нарисовать какой-либо общей картины распределения грибов по земной поверхности. В этом отношении микогеография не может итти ни в какое сравнение с сравнительно хорошо разработанной географией высших растений. Однако, так как грибы связаны в своем распространении с высшими автотрофными растениями, то некоторые положения географии и флористики последних могут осветить отчасти микогеографию и ее перспективы. В инте-

ресной статье канадского миколога-флориста Bisby (1933) приводятся следующие данные относительно флоры Северной Америки:

	Число видов хозяев грибов	Число грибов на них
Водоросли	53	72
Грибы	473	803
Лишайники	57	88
Мхи	44	118
Сосудистые тайнобрачные	111	249
Голосеменные	184	3 733
Однодольные	1 861	6 454
Двудольные	7 527	ок. 30 000
Животные	742	1 110
Всего	11 082	42 600

Из таблицы видно, что число видов грибов, поселяющихся на растениях, в среднем в 4 раза превышает число видов растений хозяев. Аналогичные результаты получаются и в том случае, если взять совокупность флоры какой-нибудь менее обширной страны или области, достаточно изученной в флористическом отношении. Так, в флоре Дании содержится около 1400 видов цветковых растений и 3324 вида грибов (паразитов и сапрофитов). В флоре провинции Манитоба в Канаде на 1122 вида цветковых приходится 2100 видов грибов. Если взять более узкие районы, то получится еще бóльшая разница. Так Bisby на площади в несколько квадратных миль по течению Красной реки в Канаде обнаружил 354 вида цветковых растений и 1280 видов грибов.

Отсюда можно было бы сделать вывод, что общее число видов грибов на земном шаре в несколько раз превосходит число видов покрытосеменных растений, которых, как известно, насчитывается около 160 000. Однако в это положение нужно внести большую поправку в виду более широкого распространения видов грибов по сравнению с высшими растениями. Так, в Индии только 6% цветковых растений, общих с Европой, а грибов—23%.

Принимая указанную поправку, тем не менее можно думать, что общее число видов грибов очень велико и значительно превышает те 75—80 тыс., которые описаны до сих пор, при том главным образом из Европы и Северной Америки. А между тем, тропические страны, почти совсем не изученные в микологическом отношении, по богатству и разнообразию растительности далеко превосходят страны умеренного пояса, и их более подробное изучение несомненно обнаружит еще очень много новых видов грибов.

Из изложенного можно сделать выводы, во-первых, о большом числе видов грибов, возможно, не уступающем числу видов высших растений, во-вторых, о том, что богатство грибной флоры должно в общем возрастать параллельно с возрастанием богатства флоры высших растений. Последнее положение можно подкрепить некоторыми примерами. Так, на огромной площади Гренландии обнаружено 629 видов грибов, на Шпицбергене 250 и на Новой Земле 175. При этом нужно иметь в виду, что названные острова довольно хорошо обследованы в микологическом отношении. Если сравнить указанные для них цифры с теми, которые установлены на сравнительно небольших площадях Дании (больше 3000 видов) и Манитобы (больше 2000 видов), то получится очень большая разница, которая в первую очередь должна объясняться бедностью флоры высших растений в арктических странах, по сравнению со сравнительным богатством ее в странах умеренного пояса. Мы не можем привести для сравнения аналогичных данных для тропических стран ввиду малой изученности их в микологическом отношении, но надо думать, что там грибная флора должна быть еще значительно богаче видами, параллельно с богатством флоры высших растений.

Представляет интерес не только количественное, но и особенно качественное различие грибных флор разных стран и климатов. Здесь нужно прежде всего указать, что среди грибов имеется не мало убиквистов, т. е. таких, которые распространены почти всюду. Таковы обычные плесени из мукоровых и Aspergillaceae, хотя и здесь отдельные виды оказываются более узко ограниченными в своем распространении. Например, Penicillium italicum и Penicillium digitatum, в противоположность многим другим видам этого рода, ограничены в Европе Средиземноморскими странами и попадают к нам только завезенными на плодах цитрусовых. Можно думать, что вообще большинство фикомицетов являются космополитами. Так, 85% из видов флоры Манитобы являются общими с Европой. Также космополитичны в значительной степени почвенные гименомицеты. Многие виды их указаны и для арктики, и для стран умеренного климата Европы и Северной Америки. Из гастеромицетов можно указать на Phallaceae и особенно на группу Clathreae, как связанную преимущественно с тропиками. Такое же преимущественно тропическое распространение имеют Podaxaceae и Terfeziaceae. Из дискомицетов больше половины видов Манитобы общие с Европой. Что же касается пиреномицетов, то они, как более тесно связанные с определенными растительными субстратами (многие из них паразиты), показывают значительно больше различий состава во флоре отдельных стран.

Аналогичные закономерности наблюдаются для микроскопических сапрофитов. Например, среди дрожжей представители рода Saccharomyces распространены преимущественно в умеренном климате северного полушария (Европа и Северная Америка), а виды Schizosaccharomyces — в тропической и субтропической Африке.

Распространение паразитных форм связано, конечно, с распространением питающих их растений, причем, однако, ареалы тех и других не всегда совпадают. Например Peronospora parasitica со своим хозяином Capsella bursa pastoris распространена по всему свету; то же можно сказать о Peronospora hiemalis на лютиковых и о многих других. Наоборот, существуют паразиты с более узкими ареалами, чем питающие их растения. Например, Puccinia oederi на Pedicularis oederi встречается в Норвегии, но отсутствует в Альпах, где соответственное растение также распространено. Из других ржавчинных грибов можно указать на разнохозяйственных Chrysomyxa ledi и Chrysomyxa Woronini. Оба эти вида имеют эцидиальное спороношение на ели, а уредотелейто- — на багульнике. Но тогда как Chrysomyxa ledi очень распространена, например, в окрестностях Ленинграда, Chrysomyxa Woronini там почти отсутствует, но очень распространена в Финляндии. Очевидно, граница ареала последнего вида проходит севернее Ленинграда.

Аналогичное явление можно отметить для твердой головни пшеницы. В Европе и средней части РСФСР она вызывается видами Tilletia tritici, тогда как на юго-востоке Советского Союза (Казахстан, Северный Кавказ) появляется и даже делается преобладающим другой вид — Tilletia laevis. Также обстоит дело в некоторых районах Малой Азии. И в данном случае мы имеем проявление различных ареалов двух указанных видов.

В некоторых, но далеко не всех случаях, ограниченное распространение паразита легко объясняется его физиологическими особенностями. Так, головня лука (Urocystis cepulae) не идет в субтропические страны, где лук также культивируется, вследствие неподходящих температурных условий (optimum прорастания спор этого гриба 18°, а maximum 28°). Наоборот, Fusarium lini (на льне) больше распространен в теплых странах, чем в холодных, вследствие своих более высоких требований к температуре.

В других случаях несовпадение распространения паразита и питающего растения объясняется тем, что первый еще не закончил своего распространения. Это обусловливает возможность занесения паразита в новые страны, где он нередко начинает распространяться даже лучше, чем у себя на родине. Известно значительное количество таких занесений особенно для паразитов культурных растений. Так, в Европу из Америки в 40-х годах XIX в. занесены

Phytothora infestans на картофеле и Oidium Tuckeri (Uncinula spiralis) на винограде. В 70-х годах XIX в. таким же образом занесена Plasmopara viticola на винограде. В середине того же XIX в. в Европу из Чили занесена Puccinia malvacearum, которая сейчас распространена по всем странам на различных мальвовых. В самом начале XX в. из Америки же в Европу занесена Sphaerotheca mors uvae на крыжовнике. В свою очередь обратно из Европы в Северную Америку занесен Cronatrium ribicola на Pinus strobus [1].

Что касается распространения целых групп паразитных грибов, то здесь также можно отметить некоторые закономерности. Например, такая характерная группа поверхностных паразитов, как семейство Erysiphaceae, свойственна преимущественно умеренным широтам. Под тропиками его заменяют близкие систематически и сходные биологически семейства Perisporiaceae и Microthyriaceae. Также преимущественно тропическое распространение имеют Dothideales. Далее, как на тропические, можно указать на ряд оригинальных представителей Hypocreales, имитирующих нередко своим внешним видом представителей других групп (Corallomyces, Ascopolyporus и другие, описанные Möller из Бразилии; рис. 183). Для тропических же лесов характерны виды Hexagonum (около 50 видов из Polyporaceae), заменяющие там наших трутовиков (из родов Polyporus, Fomes и др.). Наконец, можно указать еще на род Cyttaria. Все виды этого оригинального дискомицета, паразитирующего на Nothofagus, известны только из южного полушария (Патагония, Огненная Земля, Тасмания).

Для такой типичной группы паразитов, как Uredinales, которая вместе с тем и наилучше изучена, можно также указать ряд закономерностей географического распространения. Так, семейство Melampsoraceae распространено преимущественно в умеренном климате северного полушария. Только немногие виды, паразитирующие на папоротниках, встречаются и под тропиками. Другое большое семейство, Pucciniaceae, распространено по всему свету. Однако и здесь есть грибы, характерные для тропиков (Hemileieae, Oliveae); представители же наиболее крупных родов — Puccinia и Uromyces — встречаются как в умеренно-холодном, так и в тропическом климате. Сравнение флор ржавчинников Европы и Северной Америки, т. е. стран в общем с близкими климатическими условиями, показывает тем не менее значительные отличия. Родовой состав в общем очень близок, что же касается видового, то здесь из 500 приблизительно видов, известных для каждой страны, только 150 оказываются общими.

Вообще для ржавчинных грибов, как облигатных паразитов, связь их распространения с распространением растений хозяев является особенно тесной. Она еще усложняется для многочисленных здесь разнохозяйственных форм, которые требуют наличия двух различных хозяев, притом находящихся в небольшом пространственном отдалении друг от друга. Поэтому выступают весьма интересные связи распространения разнохозяйственных ржавчинных грибов с определенными фитоценозами. Это можно пояснить несколькими примерами. В составе болотистого луга можно обыкновенно найти следующие

[1] Распространение этого последнего паразита шло сложным путем Он родом из Восточной Сибири, где развивается на кедровой сосне (Pinus cembra). Занесенный в Западную Европу, он встретился там с американской веймутовой сосной (Pinus strobus), разводимой преимущественно в качестве паркового растения. Она оказалась также заражаемой, и гриб стал развиваться на ней. Затем уже из Европы в первой декаде XX в. он был занесен в Северную Америку, где веймутовая сосна является основной лесной породой, и с тех пор чрезвычайно там размножился, принося ежегодно многомиллионные убытки лесному делу. Любопытно, что такое более сильное развитие паразита в новом месте, чем у себя на родине, наблюдается очень часто. Оно отмечается и для других примеров, приведенных выше. Причину этого явления нужно видеть в том, что на родине у себя паразит и питающее его растение проделали длинную совместную эволюцию, в результате которой особенно чувствительные расы хозяев постепенно вымерли и остались только те, которые могут выживать в присутствии данного паразита. Таким образом, установилось известное равновесие.

При занесении в новую страну паразит может встретить там совершенно нетронутую в указанном направлении почву, и в результате получается буйное развитие его.

цветковые растения: Carex Goodenoughii, Molinia coerulea, Orchis latifolia, Parnassia palustris, Pedicularis palustris, Salix repens. Все они в соответственных парах являются хозяевами для следующих разнохозяйственных ржавчинников: Puccinia paludosa, Pucc. uliginosa, Pucc. moliniae, Melampsora orchidis-repentis.

Для незаболоченного луга можно указать следующих ржавчинников и их хозяев: Puccinia perplexans (на Alopecurus pratensis и Ranunculus acer), Uromyces dactylidis (Dactylis glomerata и Ranunculus bulbosus или repens), Uromyces poae (виды Poa и Ranunculus ficaria или repens), Puccinia angelicae-bistortae (Polygonum bistorta и Angelica silvestris или Carum carvi).

В сосново-смешанном лесу: Melampsora pinitorqua (Pinus silvestris и Populus tremula), Coleosporium senecionis (Pinus silvestris и виды Senecio), Coleosporium campanulae (Pinus silvestris и виды Campanula), Coleosporium melampyri (Pinus silvestris и Melampyrum pratense), Coleosporium pulsatillae (Pinus silvestris и Pulsatilla). Входящий во все указанные пары Pinus silvestris является эцидиальным хозяином перечисленных и многих других разнохозяйственных ржавчинников.

В широколиственном лесу: Puccinia coronata (Rhamnus frangula и Calamagrostis), Gymnosporangium juniperinum (Sorbus aucuparia и Juniperus communis), Melampsora Klebahni (Corydalis и Populus tremula), Melampsora evonymi-caprearum (Evonymus europaea и Salix caprea), Melampsora Rostrupii (Mercurialis perennis и Populus tremula), Puccinia coronifera (Rhamnus cathartica и Avena, Lolium, Festuca, Alopecurus) [1].

Из других экологических моментов географии ржавчинников можно указать на связь между климатическими условиями и распространением форм с разным циклом развития. Здесь отмечается в общем, что формы с полным циклом развития преобладают в умеренно-теплом климате, тогда как в арктике и в высокогорных условиях преобладают формы с укороченным циклом (micro- и отчасти lepto-). Например, в Норвегии 60% рода Puccinia принадлежит к micro-и lepto-, тогда как в Италии они составляют только 30%. Аналогично в горном Заревшане, по данным Комарова, в альпийском поясе из 10 видов ржавчинных грибов 8 принадлежат к micro-формам, тогда как у подножия гор число их не превосходит числа полных форм.

Указанные явления объясняются короткостью вегетационного периода в арктике или высоко в горах, а это повело за собой эволюцию ржавчинных в сторону сокращения слишком длинного для таких условий полного цикла развития. Аналогичное сокращение цикла развития отмечается также для засушливых местностей, где вегетация идет только весной или вообще в более влажный период.

Из других экологических факторов, имеющих большое значение для распространения как сапрофитных, так и паразитных грибов, можно указать на влажность и состав почвы. Относительно влажности, как уже было отмечено в главе VIII (стр. 75), можно сказать, что грибы в общем более распространены в условиях повышенной влажности. Однако некоторые более приспособлены к ксерофитным условиям. К числу таких можно отнести отчасти Erysiphaceae, которые обильнее развиваются и у нас в сухое лето. Некоторые из них, как Leveillula, являются уже довольно типичными ксерофитами. Leveillula, особенно распространена в сухих степях Передней и Средней Азии, где развивается в такой массе, что определяет даже характер пейзажа с растительностью, серой от массы покрывающего ее паразита.

Из крупных почвенных грибов можно указать, как на ксерофитов, на некоторых гастеромицетов, например Geaster на песках у нас на юге, многих представителей Podaxaceae или Battarea. Последняя распространена, например, у нас в полупустынях Казахстана, на глинистых почвах, называемых «та-

---

[1] Приведенные примеры взяты из северо-германской растительности. К сожалению, у нас аналогичные соотношения остаются обыкновенно вне поля зрения как фитоценологов, так и микологов.

«кыр», которые столь тверды в обычную там засуху, что подкованная лошадь не оставляет на них следов.

Что касается состава почвы, то здесь, кроме органических веществ, во многих случаях имеет большое значение и минеральная часть ее. В этом отношении имеется довольно много данных относительно распределения почвенных гименомицетов и других крупных грибов. Таким образом, можно различить грибы, связанные с солончаковыми почвами, песчаными, известковыми и т. д. В качестве примеров можно привести следующие для солончаковых почв: Lepiota littoralis, Battarea и некоторые Secotiaceae. Для песчаных почв: Phallus imperialis, Thelephora terrestris, Hydnum squamosum, Lepiota procera, Boletus cyanescens, Elaphomyces. Для известковых (щелочных) почв: Amanita caesarea, Amanita verna, Lepiota granulosa, Clitocybe geotropa, Tricholoma album, Cortinarius fulgens, Boletus satanas, Lycoperdon coelatum. Для неизвестковых (большей частью кислых): Amanita virosa, Lepiota procera, Lactarius turpis, Russula amoena, Cortinarius muscosus, Boletus bovinus.

На значение некоторых других экологических факторов в распространении грибов было указано особенно в главе VIII. Здесь же в качестве итога можно только отметить, что наиболее богатую числом видов и особей грибную форму можно найти в лесу ввиду большого богатства здесь растительных субстратов как живых, так и мертвых, и ввиду того, что здесь обычно имеется повышенная влажность, столь существенная для развития большинства грибов. Наш лес умеренного климата при этом значительно превосходит тропический богатством крупными почвенными и древесными формами грибов; тропические большей частью мелки и мало заметны (исключение представляют Phallaceae).

ЛИТЕРАТУРА

Bisby, Buller, Dearness, 1929. The Fungi of Manitoba. London.
Bisby, 1933. Distribution of Fungi. Amer. Journ. Bot., v. 20.
Gilbert, 1928. La mycologie sur la terrain de France. Paris.
Klebahn, 1904. Die wirtswechselnde Rostpilze.
Комаров, 1895. Паразитные грибы горного Зеравшана. Schripta botanica, т. 4.
Lind, 1927. The geographical distributon of some arctic Micromycetes. Kgl. Danske biolog. Meddeleser, v. 6.
Лобик, 1928. Материалы к микологической флоре Терского округа. Болезни растений.
Мурашкинский и Зилинг, 1928. Материалы по микофлоре Алтая и Саян. Тр. Сибирск. И-та Сельск. Хоз., т. 10.
Ячевский, 1933. Основы микологии.

Глава XIV

НЕКОТОРЫЕ ХАРАКТЕРНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ

Водные грибы. Сюда относятся главным образом низшие формы: представители Chytridiales, Saprolegniales, Monoblepharidales и низшие Peronosporales, как некоторые виды Pythium. Одни из них живут сапрофитно в воде, другие паразитируют главным образом на водорослях. Для всех этих простейших форм водная жизнь является первичной. Они связаны с водной средой не только своим вполне погруженным мицелием, но и размножением, которое осуществляется почти у всех при посредстве зооспор. Кроме них, имеется некоторое сравнительно небольшое количество грибов, которые аналогично некоторым цветковым растениям вторично приспособились к водным условиям. Среди них есть и сапрофиты и паразиты. Из сапрофитов в загрязненных пресных водах встречаются нередко представители Aspergillaceae, виды Fusarium и другие вообще широко распространенные формы. Они представлены в воде или только стерильным мицелием, или приобрели способность развивать здесь и свои спороношения (например Fusarium). Часто указывается также на обиль-

ное развитие в загрязненных водах мукоровых грибов, представленных обыкновенно в виде стерильного мицелия и обозначаемых поэтому без уточнения вида, как Mucor sp. Однако исследования Разумова (1935) показали, что обозначаемый таким образом организм относится совсем к другой группе грибов, — к низшим пероноспоровым. Автор устанавливает для него новый вид, Nematosporangium Nikitinskii.

Из паразитов в пресных водах встречаются, например, представители Sphaeriaceae (некоторые Sphaeria, Leptosphaeria и др.), а также ряд Fungi imperfecti (некоторые Ramularia, Phoma и др.). Интересно отметить здесь специально Leptosphaeria fluviatilis, паразитирующую на пресноводной багряной водоросли Lemanea.

В море грибы встречаются значительно реже, чем в пресных водах, и главным образом в качестве паразитов морских водорослей. Так, на синезеленых и некоторых других развиваются некоторые хитридиевые, а на бурых и красных кроме того паразитные аскомицеты: Dothidella laminariae, Physalospora corallinarum, Leptosphaeria marina и немного других.

Древесные грибы. Сюда относятся довольно многочисленные представители как сумчатых, так и высших базидиальных грибов, особенно Polyporaceae. Они характеризуются тем, что основным субстратом для их развития является древесина, причем большинство из них оказывает более или менее сильное воздействие на древесинные клеточные стенки субстрата и является причиной различных типов так называемого гниения древесины. Часть древесных грибов начинает свое развитие на живом дереве и относится, таким образом, к паразитам. Однако для большинства их возможно дальнейшее развитие и на отмершем дереве. Некоторые, как например, Fomes fomentarius, чаще встречаются в таких уже сапрофитных условиях. Наконец, другие древесные грибы являются чистыми сапрофитами, поселяясь исключительно на мертвой, иногда даже только на обработанной, древесине (так называемые домовые грибы). Из паразитных форм древесных грибов можно отметить в качестве примеров: Trametes pini на сосне, Fomes igniarius на различных лиственных породах, Fomes annosus на корнях сосны и ели, а иногда — и лиственных деревьев. Fomes officinalis на лиственнице, Polyporus sulfureus на лиственных породах и др. Из форм, которые, обладая способностью развиваться паразитически, тем не менее чаще встречаются на мертвых уже деревьях, можно назвать Fomes fomentarius и Fomes applanatus на разных лиственных деревьях, Polyporus betulinus на березе, Daedalea quercina на дубе, Armillaria mellea (опенок, из сем. Agaricaceae) на различных хвойных и лиственных породах. Из форм чисто сапрофитных, развивающихся только на мертвой древесине, можно указать: Lenzites sepiaria главным образом на хвойной древесине, Lentinus squamosus и Schizophyllum commune главным образом на лиственной древесине, Trametes serialis на хвойной древесине и др. Сюда же относятся так называемые домовые грибы, развивающиеся на деревянных частях зданий: Merulius lacrymans, Poria vaporaria, Coniophora cerebella, Paxillus acheruntius и некоторые другие.

Все названные древесные грибы из гименомицетов, главным образом из семейства Polyporaceae, принадлежат к числу наиболее энергичных разрушителей древесины. Вызываемые ими гнили различаются прежде всего по цвету (белая, бурая, красная, пестрая и т. д. гнили), а затем по своему расположению в центре или на периферии ствола. Таким образом, различают сердцевинную гниль, вызываемую большинством паразитных форм (трутовиков), и периферическую, которая вызывается, например, опенком, Polyporus betulinus, Fomes applanatus и др. По биохимическому характеру различают, далее, к о р р о з и о н н у ю и д е с т р у к т и в н у ю гниль. Первая характеризуется тем, что гриб прежде всего действует на лигниновую часть одревеснелых клеточных стенок, сравнительно мало затрагивая сначала целлюлозную основу. Такая гниль характерна, например, для Trametes pini и Fomes applanatus. Деструктивная гниль характеризуется тем, что прежде всего одревесневшая стенка беднеет целлюлозою, а лигнин затрагивается меньше. Эта гниль вызы-

вается особенно типично домовыми грибами. В ряде других случаев провести ясную границу между указанными двумя сортами гнилей невозможно, так как действие гриба одновременно более или менее одинаково сказывается как на содержании целлюлозы, так и лигнина.

Приведенные выше примеры касаются гниения крупных древесных частей — стволов крупных деревьев. Что касается других древесных остатков, остающихся в лесу, как сучья и пни, то они также разрушаются под влиянием своей флоры сапрофитных грибов, главным образом многочисленных пирено- и дискомицетов (Xylaria, Hypoxylon, Nectria, Helotium, Patellaria, Mollisiaceae), также многих дрожалковых и гименомицетов (опенок на пнях, ряд Polyporaceae, Hydnaceae, Thelephoraceae) и, наконец, многих Fungi imperfecti. Эта флора меняется по мере разрушения древесины и, в конце концов, через 5—6 лет ведет обыкновенно к тому, что даже массивные пни в лесу совершенно разрушаются. Любопытно, что кора при этом значительно дольше противостоит разрушению, чем, казалось бы, более прочная древесина. Это объясняется биохимическими свойствами указанных грибов, действующих именно на древесину. Другие, которые развиваются преимущественно на коре, уступают им в силе роста и многочисленности.

Попадая в почву, древесина также, в конце концов, разрушается и, надо думать, главным образом, под влиянием грибов. Однако этот процесс, происходящий в почве, изучен очень слабо. Весьма вероятно, что в нем принимают главное участие некоторые из обычных почвенных грибов (Chaetomium, Fusarium, Penicillium, Trichoderma), известных как энергичные разрушители целлюлозы в почве. Наличие в почве также и других веществ, в том числе и азотистых, которыми так бедна древесина, повидимому, дает им возможность оказывать достаточно энергичное воздействие и на одревесневшие стенки. Опыты и наблюдения над такими деревянными конструкциями, которые вместе с тем достаточно богаты азотистыми веществами (главным образом белковыми в виде клея), показывают, что получаемая при этом азотистая подкормка гриба значительно усиливает его древоразрушающую способность. Это установлено для таких форм, как Chaetomium, Verticillium и др., которые без этого почти не действуют на древесину. Аналогичные соотношения могут иметь место и в почве. Мицелий грибов содержит в среднем около 4—5% азота, а питается он в почве растительными остатками, где содержание азота около 0,3—2% (а в древесине около 0,16% азота). Естественно, что при этих условиях гриб, хорошо обеспеченный углеродом, которого он из целлюлозы может усваивать до 30—40%, испытывает недостаток в азотистом питании. Поэтому подкормка его, в виде каких-нибудь попадающих в почву азотистых соединений, может значительно стимулировать его развитие и ферментативную деятельность, в том числе и разложение целлюлозы и древесины.

Нужно еще отметить, что древесина, погруженная в воду или в почву, насыщенную водой, разрушается очень медленно. Это зависит от большой аэробности всех древоразрушающих грибов, которые поэтому развиваются на древесине только при некотором неполном насыщении ее водой, причем пределы этого насыщения различны для различных видов; наиболее низкие для Merulius lacrymans: от 20 до 60% абсолютной влажности.

От грибов, разрушающих древесину, отличаются те, которые вызывают главным образом изменение ее цвета, не влияя значительно на ее механические свойства. Из них известны особенно возбудители «синевы» в хвойной древесине. Главным образом это будет Ceratostomella (из пиреномицетов), а также некоторые другие. Названные грибы питаются преимущественно содержимым клеток, почти не затрагивая клеточных стенок. Известна также зеленая окраска преимущественно лиственной древесины, вызываемая дискомицетами Chlorosplenium aeruginosum. Эти грибы выделяют пигмент, окрашивающий в зеленый цвет клеточные стенки субстрата. Желтая окраска дубовой древесины вызывается гифомицетом Eidamia, розовая окраска древесины различных пород вызывается некоторыми видами Fusarium, Penicillium и др., красная окраска — Patellea sanguinea.

Копрофильные грибы. Экскременты животных достаточно богаты органическими питательными материалами и представляют субстрат, на котором могут хорошо развиваться очень многие грибы. Поэтому при подходящих условиях и достаточной влажности на них вскоре появляется обильная и разнообразная микофлора. Она состоит отчасти из случайных форм, как, например, распространеннейшие плесени, вроде Penicillium и др., споры которых попадают на навоз из окружающей атмосферы, а главным образом из таких, для которых такое местообитание в природе является более или менее постоянным и типичным. Собственно только последние могут быть названы настоящими копрофильными грибами. Особенно обильная микологическая флора развивается на экскрементах травоядных млекопитающих. Здесь указано свыше 700 видов грибов (без строгого, впрочем, разграничения между типичными и случайными формами). На экскрементах плотоядных их обнаружено значительно меньше — всего около 50 видов.

Состав. По своему составу копрофильная микофлора весьма разнообразна. Наиболее типичными здесь будут, однако, представители Mucoraceae (Mucor, Thamnidium, Pilobolus, Chaetocladium и др.), некоторые аскомицеты (главным образом представители семейств Ascobolaceae и Sordariaceae, а также некоторые Gymnoascaceae и немногие дискомицеты); из гименомицетов главным образом виды Coprinus, а также Panaeolus и некоторые другие; наконец, встречаются довольно многочисленные Fungi imperfecti (преимущественно из Hyphomycetales). Споры этих наиболее типичных представителей могут попадать на экскременты из воздуха и т. п., однако в большинстве случаев они развиваются здесь и без всякого заражения извне. Регулярное появление их объясняется тем, что их споры попадают в кишечник животного вместе с пищей и проходят через него, не теряя своей всхожести (иногда начинают даже прорастать еще в кишечнике). Ввиду этого состав копрофильной микофлоры зависит не столько от вида животного (по крайней мере в пределах более или менее ограниченных групп), сколько от состава его пищи. Эти наиболее типичные копрофильные грибы обладают рядом следующих биологических особенностей, которые обеспечивают их своеобразные условия существования.

1) Стойкость спор, позволяющая им без повреждения пройти через кишечник животного, подвергаясь действию повышенной температуры и пищеварительных соков. Во многих случаях они даже лучше прорастают после этого. И в лабораторных условиях, при проращивании спор, например, некоторых Ascobolaceae, применяются аналогичные воздействия в виде нагревания их в жидкости, слегка подкисленной или подщелоченной (соответственно реакции желудочного и кишечного содержимого) до 40° в течение нескольких часов, или даже до 70° и выше (до 90°) — несколько минут. Большая стойкость спор некоторых Ascobolaceae зависит в значительной степени от малой проницаемости их оболочки. При легких механических повреждениях ее прорастание происходит лучше; может быть, аналогичные повреждения получаются при прохождении спор через кишечник вместе с грубыми частицами пищи.

2) Активное разбрасывание спор. Здесь у копрофильных грибов имеются как раз наиболее «дальнобойные» разбрасывающие аппараты, что достигается главным образом тем, что споры в сумке (Ascobolaceae) или в спорангии (Pilobolus) отбрасываются склеенными в общую массу. Кроме того, здесь, например у Ascobolus immersus, имеются особенно крупные сумки и аскоспоры (рис. 61, *2*). Споры часто окружены здесь слизистой обверткой, благодаря чему они легко прилипают к окружающим предметам.

3) Резко выраженные тропические изгибы. У Ascobolaceae положительно фототропична сумка, высовывающаяся значительно ко времени зрелости над общим уровнем гимения; у Sordariaceae также фототропичны хоботки перитеция; у Pilobolus — спорангиеносец (см. рис. 68). Также у многих Coprinus фототропичны длинные тонкие ножки плодовых тел, особенно же резко здесь выражены геотропические изгибы (у Coprinus plicatoides — изгиб на 90° в 17 минут).

Благодаря указанным приспособлениям, споры копрофильных грибов, которые в некоторых случаях, как у Ascobolus immersus, образуются в очень незначительных количествах, тем не менее обеспечивают распространение гриба, прилипая к таким субстратам, как трава, растущая около кучи экскрементов, и попадая вместе с ней в кишечник травоядного животного. Такой цикл нужно считать нормальным для копрофильных грибов, но он не является для них единственно возможным, так как их споры могут прорастать и без прохождения через кишечник и заражать экскременты непосредственно. Интересно, что имеющиеся у некоторых копрофильных гименомицетов и аскомицетов конидиальные спороношения лишены указанных приспособлений для рассеивания, и самые конидии здесь не обладают обыкновенно способностью без повреждения проходить через кишечник животного. Очевидно, эти спороношения предназначены не для прохождения нормального цикла, а для упрощенного размножения гриба путем инфекции от одной порции экскрементов других, близко или далеко от нее находящихся.

Так как различные копрофильные грибы обладают разной быстротой развития, то появление их на свежих экскрементах происходит постепенно. При этом наблюдается довольно характерная смена флор; так, например, для экскрементов лошади она состоит обычно в следующем: сначала появляется вегетация быстро растущих мукоровых (Mucor mucedo, Thamnidium elegans и др.), которая через 3—5 дней при комнатной температуре достигает своего maximum'а. Затем после «отцветания» названной флоры на экскрементах примерно недельного возраста появляется Pilobolus. После него начинают обыкновенно развиваться плодовые тела аскомицетов (Sordariaceae, Ascobolaceae), а сейчас же за ними или даже одновременно с ними появляются Coprinus и другие гименомицеты. После «отцветания» и этих форм, что́ происходит примерно через 15—20 дней после начала опыта, на навозе остается очень скудная и мало заметная растительность, главным образом из некоторых Fungi imperfecti; например Graphium, Stysanus, Sporodesmium [1].

Почвенные грибы. Среди огромного количества грибов, которые встречаются в почве, часть принадлежит к таким формам, которые не способны расти и размножаться в почве в сапрофитных условиях и находятся там только в виде спор и других покоящихся состояний; однако они очень важны, так как являются причиной инфекции для развивающихся там растений. Сюда относится большое количество паразитных форм. Как примеры можно назвать некоторые паразитные хитридиевые, как Synchytrium endobioticum, пероноспоровые (в виде ооспор), ржавчинные (в виде телейтоспор), различные паразитные аскомицеты, как Erysiphaceae и многочисленные Sphaeriaceae, сумчатые спороношения у которых развиваются или по крайней мере освобождают свои споры только уже на почве (после зимовки). Далее, некоторые типичные паразиты могут не только сохраняться, но и проходить известную часть своего цикла развития и размножения в почве как сапрофиты. Таковы, например, головневые и Phytophthora infestans. Наконец, в почве очень распространены такие грибы, паразитизм которых не является столь обязательным. Сюда относятся, например, довольно многочисленные факультативные паразиты подземных частей растения, как Thielavia basicola, Hypochnus solani, некоторые Fusarium и многие другие, которые могут неограниченно жить и размножаться в почве сапрофитно. Такие формы являются переходом к чистым сапрофитам, составляющим огромное большинство почвенных грибов. Эта последняя обширная и весьма разнообразная как по систематическому составу, так и по экологическим условиям группа может быть разделена на следующие основные отделы:

---

[1] К копрофильным грибам в известной степени можно отнести, повидимому, еще ряд гименомицетов, как, например, Russula, Lactarius, Amanita и др. Их крупные, мясистые плодовые тела поедаются слизняками, насекомыми и другими животными, и споры, прошедшие через кишечник, затем прорастают, тогда как без этого добиться прорастания их очень трудно.

I. Грибы с крупными плодовыми телами (макрофиты). Эта группа в свою очередь может быть разбита на два подотдела: a) грибы, у которых плодовые тела образуются на поверхности почвы (наземные макрофиты, b) грибы, у которых плодовые тела образуются в глубине почвы (подземные макрофиты).

II. Грибы, или совершенно лишенные плодовых тел, или имеющие только микроскопические плодовые тела (почвенные микрофиты). Деление на наземные и подземные в этой группе невозможно, так как здесь одна и та же форма часто развивается в тех и других условиях.

Ia. Наземные макрофиты. Главную массу их составляют многочисленные гименомицеты, особенно представители огромной группы Agaricaceae, а также и многие из других семейств (например виды Clavaria, Hydnum и др.), далее ряд гастеромицетов, как дождевики (Lycoperdon и др.), Geaster, Phallaceae и др. Из сумчатых грибов здесь распространены сморчковые (Helvella, Verpa и др.), виды Peziza и близких к ней дискомицетов. Распространение этих грибов зависит, с одной стороны, от характера почвы: ее состава и физических свойств, а также и от влажности воздуха (ввиду того, что плодовые тела здесь наземные). С другой стороны, здесь имеет большое значение и высшая наземная растительность, так как многие из них принадлежат к микоризообразователям (стр. 104), причем иногда здесь требуется, повидимому, соединение данного гриба с вполне определенными видами высших растений и даже с одним каким-либо видом (например Boletus elegans — с лиственницей).

Ввиду всех этих разнородных факторов разные местообитания имеют весьма не одинаковую флору почвенных грибов макрофитов. Наиболее богата она в лесу. Этому способствует, с одной стороны, богатство лесной почвы органическими веществами ввиду обилия разлагающихся здесь травянистых и деревянистых растительных остатков, а также высокая влажность почвы и воздуха в лесу, а с другой стороны, то обстоятельство, что очень многие почвенные грибы образуют микоризу как раз с древесными породами: например, Boletus scaber (подберезовик) — преимущественно с березой, Boletus versipellis (подосиновик) — преимущественно с осиной, Lactarius deliciosus (рыжик) — преимущественно с елью или сосной, Boletus granulatus, B. luteus и др. (масленки) — преимущественно с сосной и т. д. Ввиду этого, а также ввиду того, что разным лесным насаждениям свойственны и различные почвенные и иные условия, различные типы леса имеют свои характерные грибные флоры. Так, для соснового леса у нас характерны и обычны: Amanita muscaria, Lepiota procera, Boletus luteus, Bol. granulatus и др. Для елового леса с моховым покровом особенно характерен Lactarius deliciosus (рыжик). Для лиственного леса: Boletus scaber, Bol. versipellis, Bol. edulis, Amanita muscaria, Amanita pantherina, Clitocybe odora, Lactarius subdulcis и др. На лугах отсутствуют представители Amanita, Russula, Cortinarius и др., связанные с образованием микоризы древесных пород, но зато представлены различные виды Tricholoma, Hygrophorus, Marasmius oreades (ведьмины кольца), Psalliota campestris, Lycoperdon coelatum, L. hiemale и многие другие. На пастбищах: Psalliota campestris, Volvaria semiglobosa, Bovista plumbea, Bovista nigrescens. На болотах (торфяных): Tricholoma armillatum.

На обработанной земле встречается только необильная флора макрофитов. Здесь встречаются: некоторые виды Lepiota, Pholiota, Psalliota campestris и некоторые другие. С другой стороны, на таких почвах местами обильно могут появляться виды Coprinus и других копрофитов, развивающихся здесь по существу на внесенном навозном удобрении.

Наиболее бедны грибами песчаные почвы. Однако и здесь есть свои характерные формы, например, виды Geaster, Phallus imperialis, Thelephora terrestris. Наконец, имеются почвенные грибы даже в пустынях. Как пример здесь можно привести Battarea stevenii (из гастеромицетов), встречающийся, например, в Казахстане на глинистых почвах, называемых «такыр» и столь твердых в сухом состоянии, что подкованная лошадь не оставляет на них никаких сле-

дов. Однако этот крупный оригинальный гриб пробивает такую твердую почву. В соответствии с этим его ткани, особенно в пеньке, отличаются исключительной для грибов прочностью, напоминая по консистенции скорее древесину. Кроме приведенного примера, к пустынным местообитаниям приспособлено еще известное количество аналогичных форм. Таковы, например, другие виды Battarea (около 15) или целое небольшое семейство Podaxaceae (все из гастеромицетов).

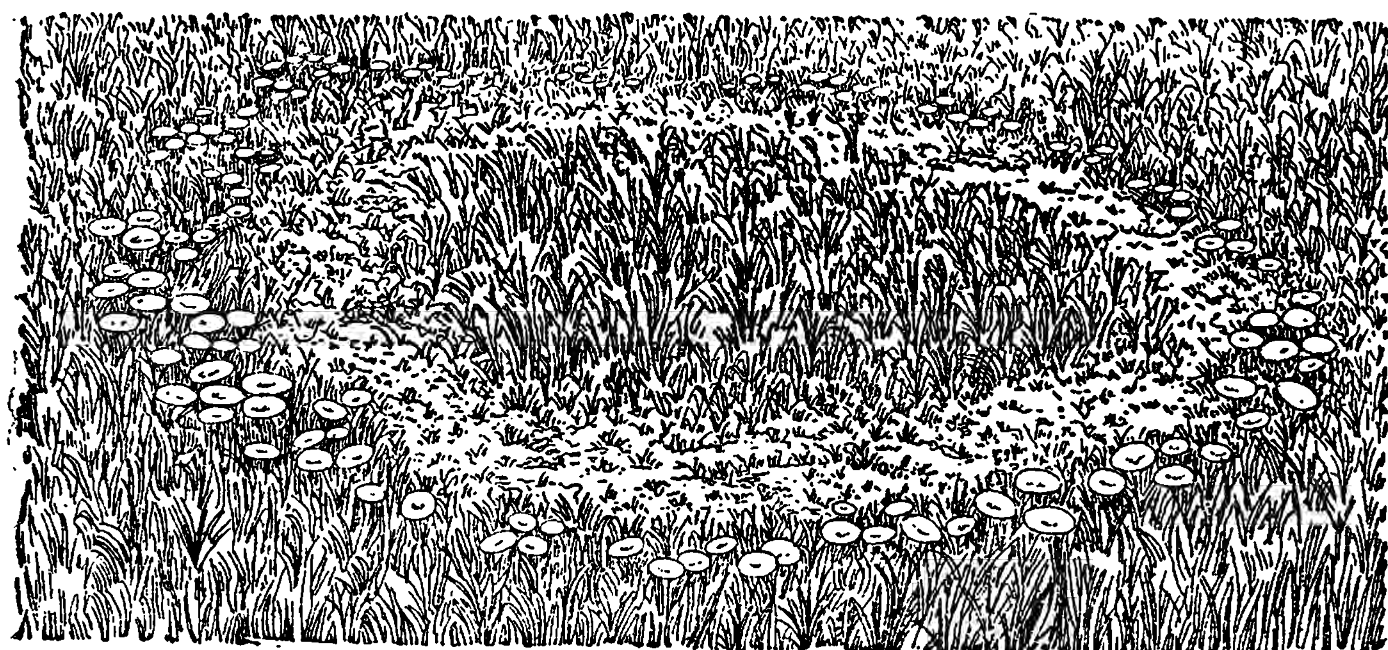


Рис. 75. «Ведьмино кольцо» на лугу.

Плодовые тела почвенных грибов не долговечны и разрушаются вскоре после освобождения спор, но у некоторых довольно долго остаются засохшие остатки, например у некоторых Lycoperdon, или грибов засушливых местообитаний. Что же касается находящегося в почве мицелия, то он здесь большей частью многолетний и из года в год приносит все новые плодовые тела.

В однородной, богатой питательными веществами почве разрастание мицелия происходит равномерно во все стороны, так что плодовые тела, образующиеся в известный момент на более молодых периферических частях его, располагаются более или менее правильным кольцом. Такое явление, часто называемое ведьминым кольцом, свойственно многим почвенным грибам. Нередко оно хорошо бывает выражено у видов Psalliota (в том числе и у обыкновенного полевого шампиньона), некоторых Clavaria, Lycoperdon и особенно у Marasmius oreades, а также у многих других. В том случае, если такой мицелий растет, например, на лугу, то можно заметить интересное влияние его на травянистую растительность. Именно в самом центре кольца трава развивается особенно пышно, тогда как более или менее широкая кольцевая зона внутрь от плодовых тел покрыта угнетенной растительностью [1] (рис. 75). Это обстоятельство объясняется тем, что в центре происходит уже отмирание мицелия гриба, и в связи с этим почва обогащается питательными веществами, что и стимулирует растительность. Ближе к периферии мицелий, наоборот, находится в особо развитом и жизнедеятельном состоянии; поэтому корни растений не выдерживают с ним конкуренции в добывании воды и минеральных веществ, и растительность подавляется (рис. 76).

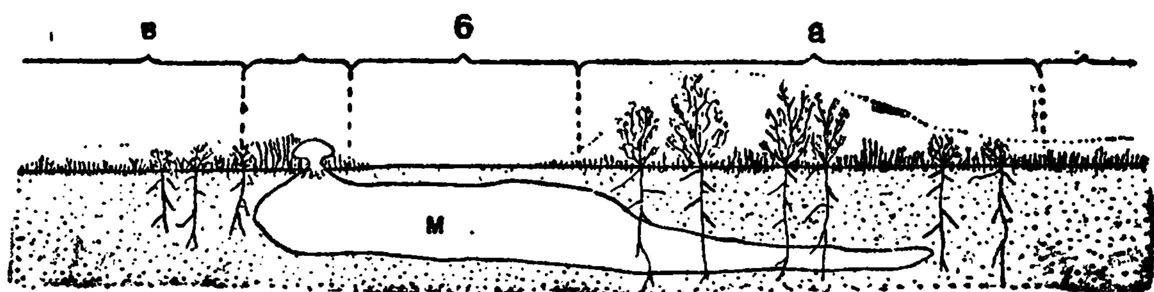


Рис. 76. Схема радиально-вертикального разреза «ведьмина кольца»; *а* — центральная часть со стимулированной растительностью, *б* — зона угнетенной растительности, *в* — периферическая зона с нормальной растительностью и плодовыми телами гриба; *м* — область, занятая мицелием.

Наблюдая из года в год за разрастанием в ширину ведьминых колец, можно получить представление о скорости роста мицелия в почве. Она зависит, конечно, от внешних условий, но в среднем равняется приблизительно 10 *см* в год (по радиусу). А так как ведьмины кольца нередко имеют несколько десятков метров в диаметре, то возраст их определяется уже сотнями лет. Если

[1] Кольцевая зона угнетенной растительности также называется ведьминым кольцом (по суеверному толкованию здесь ведьмы водили хоровод и вытоптали траву). Такие кольца заметны и тогда, когда плодовых тел нет.

при таком долголетии мицелия почвенные грибы тем не менее не сплошь покрывают, казалось бы, подходящие для них местообитания, то это, надо думать, объясняется, с одной стороны, известной разборчивостью их по отношению к субстрату, особенно в связи с микоризообразованием, а с другой, тем, что, несмотря на огромное количество производимых спор, новое заражение почвы происходит редко. Для этого необходимы какие-то неизвестные нам достаточно точно условия, из которых можно указать только: 1) необходимость попадания в одно место двух спор различных половых знаков ввиду того, что большинство гименомицетов гетероталличны, а их многолетний мицелий всегда диплоидный; 2) условия, обеспечивающие прорастание спор, которые здесь вообще очень трудно прорастают; 3) какие-то условия, которые способствовали бы дальнейшему развитию мицелия.

Ib. Подземные макрофиты. Плодовые тела и у наземных грибов часто залагаются под землей, но они выходят на поверхность при созревании. Настоящими же подземными грибами мы называем такие, у которых под землей заканчивается все развитие, и споры в надпочвенный воздух не освобождаются. Сюда относятся из сумчатых: представители Tuberaceae, Elaphomycetaceae, Terfeziaceae; из базидиальных: Hymenogastraceae, большинство Hysterangiaceae и некоторые Sclerodermataceae. Из фикомицетов сюда нужно присоединить еще род Engodone. Благодаря одинаковым условиям подземного существования, отсутствию раскрывания плодового тела при его созревании и каких-либо приспособлений к рассеиванию спор, плодовые тела подземных грибов по внешности чрезвычайно похожи друг на друга, имея вид неправильно округлых массивных клубней. Часто без микроскопического исследования нельзя решить даже, сумчатый или базидиальный гриб имеется в данном случае. Наблюдается большой параллелизм и в микроскопическом строении. Снаружи плодовое тело одето бесплодной тканью — перидием, внутри находится плодущая часть. Спороносные органы в ней (сумки, или базидии) располагаются или более, или менее правильным слоем гимения, выстилающим узкие щелевидные полости (Hymenogastraceae из базидиомицетов, Tuberaceae из аскомицетов), или они расположены участками, но без определенной ориентировки (Scleroderma из базидиомицетов; Elaphomycetaceae и Terfeziaceae из аскомицетов). Условия жизни подземных грибов изучены далеко не достаточно. Их споры освобождаются после сгнивания плодовых тел или поедания их грызунами и другими животными, которые, повидимому, играют большую роль и в их дальнейшем распространении. Условия прорастания спор совершенно неизвестны, и многочисленные попытки в этом направлении (специально для ценных трюфелей) не дали положительных результатов. Это удалось, впрочем, Constantin (1927) для Tuber brumale, но это единичный случай. Имеются основания думать, что многие подземные грибы (особенно трюфелевые) являются микоризообразователями, что можно заключить из нахождения их под определенными древесными породами (дуб и др.), а также и связи мицелия, несущего плодовые тела, с корнями деревьев. Некоторые авторы (Peyronel) приписывают большое значение в качестве образования эндотрофной микоризы многих травянистых растений (кроме орхидных) представителям рода Endogone или, возможно, каким-нибудь другим близким к ней формам. Однако это не доказано.

II. Почвенные микроскопические грибы (микрофиты). Флора почвенных микроскопических грибов весьма богата и разнообразна по составу. Кроме тех паразитов, которые сохраняются в виде спор, она главным образом состоит из сапрофитов или факультативных паразитов. В почвах умеренного климата, относительно которых почти исключительно и имеются некоторые исследования в этом направлении, обнаружено несколько сот видов таких грибов, относящихся к различным группам. Наиболее распространенными среди них будут: Mucoraceae (наиболее часты Mucor, Absidia, Zygorrhynchus, Rhizopus, Thamnidium), Aspergillaceae (виды Penicillium, Aspergillus), некоторые пиреномицеты (Chaetomium, Pleurage) и различные Hyphomycetes (Trichoderma, Trichothecium, Alternaria, Verticillium, Sty-

sanus, Fusarium, Botrytis и многие другие). При этом в разных почвах преобладают различные формы [1]. Общее количество грибных зародышей, не считая актиномицетов, колеблется от нескольких десятков и даже сотен тысяч на 1 *г* почвы (в тучных, богатых органическими веществами почвах) до немногих сотен на 1 *г* (в тощих песчаных почвах) [2].

Более реальное представление дает, например, следующая таблица из исследования Janke (1929) по почвам окрестностей Вены.

На 1 *г* почвы содержится:

Почвы	Mucoraceae	Aspergillaceae	Hyphomycetes	Сумма
Лесная почва березового леса	0	72 550	3 778	76 225
Почва букового леса	7 500	100 000	17 700	125 300
Болотная почва	2 550	22 500	14 085	39 125
Торфяник	25 750	38 325	0	64 075
Виноградник	2 500	61 350	19 775	83 625
Картофельное поле	22 500	65 250	17 375	105 125

Произведенное у нас сравнительное изучение московских и батумских почв дало аналогичные результаты (Курсанов и Шкляр, 1938). Общий видовой состав грибов в тех и других почвах оказался довольно сходным, как это указывается и для многих других почв. Больше различий имеется по количественному содержанию. В среднем московские почвы содержат 119 000 грибных спор на 1 *г*, а батумские только 54 000. Конечно, по отдельным образцам эти цифры были различны, в частности сильно повышались в обработанных и удобренных почвах (111 000 для батумских почв и 163 000 для московских). Далее, в московских почвах количественно преобладают мукоровые (52%), а в батумских—гифомицеты (54%). В свою очередь среди гифомицетов важнейшие формы были представлены различно в количественном отношении.

Например:	Московские почвы	Батумские почвы
Penicillium	66%	58%
Aspergillus	1,3%	9%
Trichoderma	17%	4,5%
Fusarium	4,2%	2%
Acrostalagmus	3%	6,5%
Verticillium	2,5%	3,7%

Указываемые количественные различия, особенно резко выражены для Aspergillus и Trichoderma, как бы отчасти замещающих друг друга в московских и батумских почвах. Вместе с тем они объясняют и некоторые различия биохимических процессов в тех и других. Так, по нашим опытам, общий комплекс грибов батумских почв быстрее разрушает целлюлозу, чем соответственный московский комплекс. Что же касается отдельных видов, то здесь наблюдается бóльшая активность тех, которые обильно представлены в данных почвах, т. е. виды Aspergillus из батумских почв быстрее разрушают целлюлозу, чем московские виды, а для Trichoderma, наоборот, характерна бóльшая активность московских видов. В последнем случае устанавливается даже различие отдельных штаммов одного и того же вида; Trichoderma koningi или Trichoderma lignorum из московских почв сильнее разрушают целлюлозу, чем те же виды из батумских почв.

[1] В списке Brierly (Microorganisms of the soil, by Russel, 1923) приводится 56 видов фикомицетов (главным образом мукоровых), 12 видов аскомицетов главным образом Sordariaceae и 197 видов несовершенных грибов.

[2] Количественные подсчеты производятся здесь обычным бактериологическим методом разведения, который, однако, учитывает не столько наличие в почве вегетирующих грибных особей, сколько количество спор.

На основании приведенных данных, а также данных ряда других авторов можно сделать следующие выводы. Почвенная микофлора (микрофитов) довольно однообразна по общему видовому составу. Имеющиеся качественные различия касаются главным образом редких видов, представленных в почве одиночными особями и поэтому не играющих в ней большой роли.

Более значительны количественные различия. В общем в более северных почвах замечается преобладание мукоровых, число которых уменьшается по мере продвижения на юг. Однако даже в субтропиках дело далеко не доходит до их исчезновения, как это предполагала Райло. Из гифомицетов и в северных, и в южных почвах одинаково обильно представлены виды Penicillium, тогда как Aspergillus — значительно обильнее в южных почвах. Наоборот, в северных почвах значительно обильнее Trichoderma. В соответствии с обилием тех или других представителей в ряде случаев стоит их биологическая активность, чем в известной степени и объясняется различие биохимических процессов, вызываемых грибами в разных почвах.

На качественный и количественный состав почвенной микофлоры могут влиять не только общие почвенные условия, зависящие от состава почвы и климата, но также и соотношения с другими микроорганизмами, которыми так богата почва. Поэтому здесь особенно большое значение могут иметь те явления антагонизма или стимуляции, которые были освещены выше (стр. 75). Возможно, что как раз этими явлениями объясняется в ряде случаев то, что на фоне общего однообразия почвенной микрофлоры тем не менее отдельные участки иногда резко разнятся по составу и количеству содержащихся грибов.

Находясь в огромных количествах в почве, почвенные грибы имеют большое значение в происходящем в ней круговороте веществ, специально в разложении органических материалов. Эта функция, конечно, свойственна всем почвенным грибам, но особенное значение в ней имеют почвенные микрофиты, которые легко культивируются и специально изучены и изучаются в этом направлении. Разложение целлюлозы производится главным образом видами Aspergillus, Penicillium и многими гифомицетами, как Trichoderma, Fusarium, Alternaria и др., тогда как мукоровые не обладают этой функцией. С другой стороны, большинство почвенных грибов энергично разлагают азотистые органические вещества, накопляя в почве при недостатке безазотистого органического питания значительные количества аммиака. Эти функции особенно выражены у мукоровых. При наличии достаточного содержания углеводов и других безазотистых веществ эти же грибы энергично усваивают растворимые минеральные соединения азота (аммоний, нитраты), переводя их в белки своего тела. Благодаря этому уменьшается вымывание азотистых веществ из почвы. Усвоение элементарного азота у почвенных грибов до сих пор не установлено. Вообще значение грибов в круговороте веществ в почве, особенно в разложении целлюлозы и древесных остатков, вероятно, мало в чем уступает значению бактерий и даже, возможно, превосходит их; особенно относится это к кислым почвам [1].

К почвенным грибам должны быть отнесены также актиномицеты (приближающиеся по ряду черт также к бактериям). Содержание их в почве — до нескольких десятков тысяч на 1 *г*. Физиологической особенностью актиномицетов, отличающей их от других почвенных грибов, является их чувствительность к кислотности среды еще бо́льшая, чем у большинства бактерий, а также то, что некоторые являются анаэробами. Биохимическая функция актиномицетов в почве состоит также в разложении органического вещества. Многие энергично разлагают целлюлозу и азотистые вещества, накопляя в последнем случае аммиак. Кроме того, следует отметить, что характерный запах почвы обусловливается присутствием в ней определенных видов актиномицетов.

---

[1] Числом особей находящиеся в почве бактерии значительно превосходят грибы, так как их насчитывается часто более миллиарда в одном грамме почвы. Однако, если принять во внимание ничтожные размеры бактериальной клетки по сравнению хотя бы с грибной спорой и тем более с вегетирующим грибом, то общая масса грибов окажется часто не только не уступающей, но даже превосходящей массу бактерий.

ЛИТЕРАТУРА

Allen and Haenseles, 1935. Antagonistic action of... Soil fungi, Phytopathol., v. 25.
Buller, 1909. Researches on Fungi, vol. 1.
Худяков, 1935. Литическое действие почвенных бактерий. Микробиол., т. 4.
Gilbert, 1928. La mycologie sur la terrain de France. Paris.
Gilman and Abbot, 1927. A summary of soil fungi. Jowa State College.
Hagem, 1907—1910. Untersuch. ü. d. norwegische Mucorineen. I и II. Christiania Vid. Selsk. Skrift. math.-nat. Kl.
Janke u. Holzer, 1930. Ueber die Schimmelpilzflora des Erdbodens. Cbl. f. Bakt., 2-te Abt., Bd. 79.
Jensen, 1931. The fungus flora of the Soil. Sci. v. 31.
Kubiena, 1932. Ueber die Fruchtkörperbildung bei Pilzen in Bodenhöhlräumen. Arch. f. Microbiol., Bd. 2.
Курсанов и Шкляр, 1938. Сравнительное изученин микофлоры московских и батумских почв. Бюл. М. О. И. пр.
Lund, 1934. Studies on danish freshwater Phycomycetes and notes on their occurence particulary relative to pH. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr., Natur. og Math.
Niethammer, 1937. Die microskopischen Bodenpilze. Hague.
Новогрудский. 1936. Использование микробов в борьбе с грибковыми заболеваниями растений. Изв. Акад. н. СССР.
Pistor, 1930. Beitr. z. Kenntniss der biolog. Tätigkeit von Pilzen in Waldboden. Cbl. f. Bakt., 2-te Abt., Bd. 80.
Райло, 1928. Материалы по изучению почвенных грибов. Бюл. отд. земледелия Госуд. И-та Опытной Агрономии.
Разумов, 1935. О водном грибке «Mucor sp.» — Nematosporangium Nikitinskii. Микробиология, т. 4.
Waksman, 1927. Principls of Soil Microbiology, 2-е изд.
Ванин, 1931. Гниль дерева.
Weindling, 1932. Trichoderma lignorum as a parasite of other soil fungi. Phytopath, v. 22 ropath., v. 22.

Глава XV

СЪЕДОБНЫЕ И ЯДОВИТЫЕ ГРИБЫ

К съедобным и ядовитым относятся грибы, характеризующися обыкновенно своими сочными, мясистыми плодовыми телами. По своему местообитанию, огромное большинство их принадлежит к почвенным макрофитам и лишь немногие растут на деревьях. Вопрос о том, какие из них могут потребляться в пищу человеком и какие, наоборот, являются для него ядовитыми, не может быть решен с полной определенностью для всех случаев. Здесь многое прежде всего зависит от индивидуальных свойств потребителя: есть люди, которые не переносят вообще никаких грибов, и существуют, наоборот, такие, которые могут безнаказанно есть даже мухоморы, у большинства вызывающие резкие признаки отравления. Далее, многое зависит от способа приготовления грибов; например, ядовитость сморчков уничтожается их повторным обвариванием. Наконец, повидимому, и свойства самого гриба в указанном направлении не являются вполне постоянными, меняясь в связи с условиями местообитания и иногда с возрастом. Ввиду всего этого создается еще большая промежуточная группа подозрительных грибов, с недостаточно определенной и выясненной физиономией в смысле ядовитости [1]. В разных странах и даже районах разделение грибов на указанные группы проводится не одинаково. Например, в Англии круг съедобных форм очень суживают; во Франции, наоборот, считают съедобными до сотни видов, не меньше того и в Германии. Однако там не потребляются (считаются подозрительными) такие ценимые у нас формы, как груздь или волнушка. Наоборот, у нас в СССР не находит широкого потребления ценимый в Западной Европе гриб-зонтик (Pholiota procera), а в некоторых районах колхозники подозрительно относятся даже к шампиньону.

---

[1] Употребляемое у нас в общежитии название «поганки» значительно шире и охватывает все грибы, которые не считаются безусловно съедобными в данном районе, т. е. и ядовитые и подозрительные, а также такие, которые просто не привлекают внимания потребителя вследствие своих недостаточно высоких вкусовых свойств.

Съедобные грибы. Как наиболее известные и общепринятые у нас съедобные грибы можно указать следующие:

Из гименомицетов: опенок (Armillaria mellea), шампиньон (Psalliota campestris), рыжик (Lactarius deliciosus), груздь (Lactarius piperatus), лисичка (Cantharellus cibarius), белый гриб, или боровик (Boletus edulis), подберезовик (Boletus scaber), подосиновик (Boletus versipellis), масленки (Boletus luteus, Bol. flavidus, Bol. granulatus), поддубовик (Boletus luridus). Сверх того, ряд менее ценимых форм: волнушка (Lactarius torminosus), сыроежка (ряд видов Russula), свинуха (Paxillus involutus и Paxillus atrotomentosus) и многие другие. Кроме того, кое-где едят молодые плодовые тела дождевиков (Lycoperdon и Bovista) из гастеромицетов.

Съедобны также булавницы (Clavaria) и некоторые ежовики (Hydnum repandum, H. imbricatum). Для нашей степной области имеют большое значение дикие шампиньоны, или печерицы (Psalliota arvensis, P. pratensis) и гриб-зонтик полевой (Lepiota excoriata). Весной и осенью они нередко появляются в степях в очень больших количествах. По своим вкусовым качествам эти грибы не уступают нашим первосортным лесным видам.

Из аскомицетов на первом месте стоят сморчки и строчки (Morchella, Verpa, Helvella, Gyromitra). Эти немикоризные грибы появляются у нас весной, когда нет других грибов, и находят массовое потребление в свежем виде (необходимо предварительное обваривание для удаления ядовитой гельвелловой кислоты), а также идут в сушку. Из трюфелевых у нас не встречается наиболее ценный, черный французский, трюфель (Tuber melansporum v. brumale), но на Украине имеется близкий к нему по качествам русский черный трюфель (Tuber aesitivum). В подмосковных районах, особенно в окрестностях Загорска, довольно распространен белый, или троицкий, трюфель (Choiromyces meandriformis), менее ценный по вкусовым качествам.

Из менее обычных, но интересных съедобных грибов можно указать Amanita caesarea. Этот гриб распространен главным образом в Италии и южной Франции, но встречается и употребляется в пищу также и у нас в Закавказье. Этот гриб был хорошо известен еще древним римлянам (назывался «Boletus») и высоко ценился ими за свои вкусовые качества (назывался «первым среди грибов» — fungorum princeps).

В Закавказье, а также в Таджикистане встречаются также виды Terfezia (T. transcaucasica, T. Boudieri) и поступают ранней весной на рынок под именем кавказского трюфеля (местное название на Кавказе «Томбалан»).

Во Франции очень ценится (как приправа к мясным блюдам, особенно к баранине) чесночный гриб, или муссерон (Marasmius alliatus). Он распространен и у нас, но обыкновенно не собирается, так как его мелкие плодовые тела дают слишком незначительную массу.

Нужно упомянуть еще Cyttaria. Этот дискомицет растет на буках в южном полушарии. По описанию Дарвина («Путешествие на Бигле»), в его время плодовые тела этого гриба составляли существенную часть питания коренного населения Огненной Земли (съедались сырыми).

Наконец, иногда используются как съедобные не только плодовые тела, но и склероции некоторых грибов. Таковы Polyporus tuberaster в Италии («pietra fungaria») или огромные, в несколько килограммов весом, склероции Polyporus mylittae в Австралии.

В общем можно сказать, что число грибов, которые могут считаться съедобными для человека, весьма значительно; у нас это будет, вероятно, не менее 200 видов, однако фактически потребляются очень немногие (какие-нибудь 2—3 десятка). Причину этого нужно видеть в том, что далеко не все грибы, хотя бы по существу и съедобные, обладают достаточно высокими вкусовыми качествами, которые привлекали бы к ним потребителя, а главным образом в том, что потребитель опасается натолкнуться на ядовитые формы и, не умея их отличать, естественно, суживает круг до немногих хорошо известных из широко распространенных грибов. Только некоторые любители и знатоки ис-

пользуют у нас для личного потребления съедобные грибы, не имеющие массового распространения, например поплавки (Amanitopsis vaginata) и др.

Что касается питательного значения съедобных грибов, то о нем можно судить отчасти из таблицы химического состава, приведенной на стр. 61. Из нее по первому взгляду можно было бы вывести заключение о весьма высоком питательном достоинстве грибов, особенно в смысле белкового питания (до 40% белков). Однако на самом деле это не совсем так: во-первых, нужно принять во внимание, что около 90% веса всех свежих грибов приходится на воду; во-вторых, по методу проведения анализа (определение азота и помножение полученной величины на условный коэфициент 6,25) здесь учитываются и другие азотистые вещества, а не только белки; в третьих, наконец, и среди настоящих белков у грибов значительное количество принадлежит к трудно гидролизуемым и поэтому плохо перевариваемым. В среднем переваримые белки составляют только половину их общего количества. У некоторых, как у белого гриба, это число повышается до $^3/_4$, а у других, как у лисички, понижается до $^1/_3$ и даже ниже. Такие цифры, полученные для грибной массы, перемолотой в мелкий порошок, должны еще значительно понизиться для неразмельченных грибов, когда пищеварительным ферментам приходится действовать сквозь неповрежденную стенку грибной клетки. Если принять во внимание все эти поправки, то значение грибов как белкового питания будет не столь высоким, равным примерно обычным овощам. Что же касается других (безазотистых) соединений, то их питательное значение ввиду невысокого общего содержания также не может быть значительным.

Правда, имеются энтузиасты грибного дела, которые на основании данных химического анализа доказывают исключительно высокую питательную ценность грибов как в отношении азотистого питания, так и по общей калорийности. Например Л. А. Лебедева приводит длинную таблицу калорийности различных пищевых материалов, как овощи, мясные продукты, молоко и т. д. и сравнивает это с грибами, причем оказывается, что грибы значительно превосходят по калорийности не только овощи, но и обычное мясо и равняются в этом отношении примерно пшеничному хлебу или сметане. Однако приводимые цифры несравнимы, так как расчет для грибов дается на сухую массу, а для других продуктов — с естественным содержанием в них воды. Кроме того, такие абстрактные цифры калорийности далеко не достаточно характеризуют питательное значение, так как в них совершенно не учитывается переваримость, т. е. доступность для организма тех или иных веществ. Однако отсюда не следует, что съедобные грибы имеют малое значение в пищевом режиме. Они, конечно, имеют и прямое питательное значение по содержанию белков, углеводов и жиров, но еще больше значение их экстрактивных веществ, обусловливающих вкусовые свойства. Это особенно важно для растительной пищи, которая часто сама по себе очень бедна вкусовыми свойствами, необходимыми для правильного пищеварения. Возможно, что известное значение имеют также содержащиеся в грибах витамины, а также зольные элементы, особенно фосфорная кислота, которой в золе съедобных грибов содержится до 30—40% (общее содержание золы в сухой массе их определяется в 5—10%.)

Поэтому грибы издавна широко употребляются в пищу человеком, притом из всех стран, пожалуй, наиболее у нас в Советском Союзе, столь богатом лесными угодьями и грибами в них (среднее годовое потребление исчисляется у нас в 7,7 *кг* на душу сельского населения и 6,1 кг — городского, если считать на свежие грибы). О размерах промышленных заготовок могут дать представление следующие примеры.

В 1933 г. для Ленинграда через ЛСПО было заготовлено 30 000 тонн грибов (исключительно урожайный год). В 1935 г. для Ленинграда же заготовлено 10 000 тонн (год невысокой сравнительно урожайности).

По исчислениям сборника «Запасы и сборы ягод и грибов в Северном крае СССР» (Архангельск 1935 г.), по некоторым районам имеются следующие

запасы съедобных грибов за покрытием местного потребления (считая 20 *кг* на человека):

Каргопольский район	31 000 т
Район Сухоны	21 000 »
Район Котласа	35 000 » и. т. д.

В заготовительных операциях наибольшее значение имеет у нас сейчас Ивановская и Калининская области в средней полосе, Каргопольский район в Северном крае, и Мозырский и Гомельский районы в Белоруссии.

В общем у нас имеются большие перспективы для дальнейшего расширения грибных заготовок, тем более, что продукт их потребляется не только в Советском Союзе, но идет также на экспорт.

В заключение можно указать на периодичность и сезонность появления съедобных (и других шляпных) грибов. Уже давно различают «грибные» и «негрибные» годы. В основном они определяются метеорологическими условиями. При этом в нашем климате «грибные» годы стоят в связи с достаточно высокой температурой без значительных ночных понижений и с теплыми дождями. Например, в 1932 г. в Московской и Горьковской областях был очень обильный урожай грибов в связи с ровной высокой температурой лета при достаточном выпадении дождей. Наоборот, в Карелии и Сибири то же лето 1932 г. отличалось резкими колебаниями температуры, и в связи с этим урожай грибов был сильно снижен. Впрочем, нужно сказать, что указанная периодичность урожаев не всегда так прямо связывается с метеорологическими условиями. Повидимому, здесь могут играть роль и другие причины, в том числе и внутренние причины, зависящие от роста и развития многолетнего подземного мицелия съедобных грибов.

Сезонность появления грибов выражается у нас в средней полосе в общем следующим.

С середины апреля появляются сморчки и держатся приблизительно до конца мая. В мае появляются также навозные грибы (Coprinus comatus и др.) и быстро исчезают. В первой половине июня съедобных грибов почти нет, и лишь во второй половине появляются подберезовики и подосиновики. Так как в это время колосится рожь, то они получили название «колосников». Возможно, что это особые скороспелые расы указанных грибов. За ними в конце июня же появляются различные сыроежки и потом маслята, позднее грузди, свинухи и др. В середине июля — белый гриб, а ему несколько предшествуют мухоморы. В конце июля и особенно в августе наибольшее разнообразие съедобных грибов: кроме указанных в это время обильно представлены рыжики, грузди, валуи.

В сентябре состав грибной флоры, вероятно, в связи с общим и особенно ночным похоладанием, заметно изменяется. Белые грибы, рыжики и грузди еще сохраняются, но получают преобладание опята: настоящий опенок (Armillaria mellea) и несъедобный ложный серый опенок (Hypholoma fasciculare) и др. Последний из названных, а также растущая в дуплах и на стволах деревьев Collybia velutipes (несъедобна) сохраняются до морозов. Кроме указанных шляпных грибов, в сентябре обильно развиваются также дождевики и осенний строчек (Helvella crispa).

Указанную периодичность надо также объяснять и внешними, и внутренними причинами, причем в данном случае, вероятно, последние играют сравнительно большую роль, так как мицелий у разных видов обладает разной быстротой развития. Поэтому накопление в нем питательных материалов, которое является предварительным условием образования плодовых тел, наступает при одинаковых внешних условиях у одних видов раньше (весенние формы), у других — значительно позднее (осенние формы).

Из лабораторных опытов, имеющих целью выяснить условия питания высших грибов, следует особо отметить работу Частухина (1931). Он культивировал на синтетических средах Lepiota procera, Armillaria mellea и некоторые другие гименомицеты. При этом выяснились как хорошие источники углерода глюкоза и целлюлоза и непригодность сахарозы (отсутствие фермента инвер-

тазы). Из источников азота используется особенно пептон и некоторые другие органические соединения (но не мочевина); неорганические соли аммония мало пригодны. При всех условиях опытов рост грибов происходил весьма медленно, что объясняется отчасти вялостью ферментативной деятельности, свойственной им, а отчасти, возможно, зависит и от того, что наиболее благоприятные условия еще не подобраны. Во всяком случае эти опыты Частухина и некоторые другие более ранних авторов дают известную опору для того, чтобы итти в разработке культуры съедобных и иных высших грибов не наугад, а по определенному плану [1].

Ядовитые грибы. Что касается ядовитых грибов, то наиболее несомненные из них могут быть разбиты на следующие основные группы:

1. Бледная поганка (Amanita phalloides, реже A. verna) — наиболее опасный из всех и дает наиболее часто смертельные отравления, как у нас, так и за границей. Например, во Франции в 1912 г. из 91 зарегистрированного случая смертельного отравления грибами в 63 случаях причиной была бледная поганка. Этот, к счастью не часто встречающийся, гриб с виду слегка напоминает шампиньон, с которым и смешивается неопытным потребителем [2]. Признаки отравления здесь обычно сказываются только через 8—12 часов и состоят в сильных желудочных болях, рвоте, поносе, падении пульса, холодном поте, похолодании конечностей. Сознание сохраняется. Затем острое состояние проходит, но через несколько часов повторяется с большей силой и т. д. Через несколько дней часто наступает смерть. В менее тяжелых случаях происходит выздоровление, идущее очень медленно. Последствия отравления иногда сохраняются почти на всю жизнь. В качестве ядовитого начала A. phalloides до недавнего времени считали так называемый фаллин или Amanita-гемолизин — вещество, разрушающее кровяные тельца. Однако аналогичные гемолизины содержатся в целом ряде других грибов (опенок, Hydnum repandum, некоторые виды Boletus), которые, однако, можно есть безнаказанно, так как действующие вещества здесь легко разрушаются при варке. У Amanita phalloides оно имеет другие свойства: не разрушается при варке и не выщелачивается горячей водой из гриба. На кровяные тельца оно оказывает агглютинирующее действие. Химическая природа этого вещества (Amanita = токсин) не известна. Лечение отравлений затрудняется поздним появлением симптомов заболевания. Лечение сводится главным образом к общей поддержке больного и к борьбе с его нервной депрессией (серный эфир, кофеин). В Пастеровском институте в Париже получена лечебная сыворотка против отравления бледной поганкой.

2. Мухоморы (Amanita muscaria, Amanita pantherina). Результаты отравления сказываются через 1—4 часа. Симптомы состоят в рвоте, поносе и особенно нервных явлениях: бреде и конвульсиях. Действующими началами здесь являются азотистые основания, близкие к холину. Главные из них мускарин ($C_5H_{15}NO_3$) и микоатропин, или нейрин ($C_5H_{12}NO$). Первый, содержащийся в незначительных количествах, обусловливает желудочно-кишечные явления, а второй — нервные. Заболевание чаще кончается выздоровлением [3].

[1] Ввиду значительной рыночной ценности некоторых съедобных грибов делались многочисленные попытки к их искусственному разведению, однако большею частью они не дали положительных результатов. Только для шампиньона хорошо разработана методика культуры, и его сейчас разводят в больших количествах во всех культурных странах и особенно много под Парижем. Что касается наиболее ценных грибов, как виды Boletus и трюфели, то хотя иногда и получались как-будто положительные результаты при попытках их разведения в природе, но условия этих попыток не удалось анализировать в достаточной степени, и при повторении они часто дают отрицательные результаты. Особенно много делалось такого рода попыток во Франции с трюфелем, который разводили в дубовых рощах на известковой почве. Трудности культуры таких грибов объясняются в значительной степени тем что они образуют микоризу.

[2] Легко отличается белым цветом пластинок на нижней стороне шляпки (у шампиньона они вначале мясного, затем коричневого цвета) и присутствием особой оторочки (volva) у основания пенька (у шампиньона она отсутствует).

[3] Мухоморы находили оригинальное применение среди отсталых народностей Восточной Сибири и Японии. Из них приготовляется напиток, который благодаря содержанию микоатропина производит действие, сходное с опьянением.

3. Некоторые виды Inocybe и другие содержат мускарин в более значительных количествах, чем мухоморы. Симптомы отравления здесь (кроме кишечных явлений) выражаются в ослаблении зрения, падении сердечной деятельности и чрезвычайной потливости.

4. Tricholoma pardinum, Entoloma lividum и некоторые другие вызывают острые желудочно-кишечные расстройства, рвоту, боли и т. д. Действующие начала здесь не изучены. Такого же характера отравления приписываются у нас часто ложным серным опятам (Hypholoma fasciculare), которые массами развиваются поздней осенью на пнях. Другими их ядовитые свойства оспариваются. Во всяком случае это подозрительный гриб и бракуется торговой инспекцией.

5. Сморчки (Helvella esculenta). Содержащаяся в них гельвелловая кислота (двуосновная кислота состава $C_{12}H_{20}O_7$) обладает гемолитическими свойствами, поэтому отравление сморчками характеризуется обычно явлениями гемоглобинурии и изменениями в селезенке. Гельвелловая кислота легко извлекается и разрушается горячей водой, поэтому обваривание сморчков, особенно повторное, делает их совершенно неядовитыми.

Кроме указанных, имеется еще целый ряд грибов, считающихся часто ядовитыми, но обыкновенно с менее резко выраженными и не постоянными в этом отношении свойствами. Из них особого упоминания заслуживает так называемый сатанинский гриб (Boletus satanas), весьма похожий на поддубовик (Boletus luridus)[1]. По многим указаниям он ядовит и вызывает сильные головокружения, рвоту, понос и т. д., однако в ряде местностей (Чехо-Словакия), повидимому, его едят безнаказанно.

Отравление грибами может получиться иногда и при потреблении безвредных по существу видов, но не свежих. Дело в том, что некоторые белки здесь легко разлагаются не только при бактериальном гниении, но даже, повидимому, и без участия бактерий. При этом накопляются азотистые основания, аналогичные птомаинам, как в несвежем мясе или рыбе; таков, например, путресцин ($C_{14}H_{22}N_2$), констатированный в ряде случаев химическими анализами. Такого рода отравления практически встречаются у нас, пожалуй, наиболее часто.

В общем можно сказать, что число ядовитых грибов по сравнению со съедобными невелико. Однако они все-таки могут попадать и фактически попадают на рынки и в заготовки. Поэтому во многих крупных центрах, как за границей, так и у нас организован надзор за продажей грибов через посредство санитарных бюро или рыночных инспекций. Между прочим, во многих местах запрещается продажа смешанного товара, состоящего из разных видов, так как это очень затрудняет надзор. В Ленинграде за 1932 г. плодово-овощной инспекцией было забраковано и уничтожено более 200 тонн продаваемых грибов как свежих, так и консервированных. В Италии в сушеном виде, затрудняющем распознавание отдельных видов, разрешается продажа только двух видов: Boletus edulis и Amanita caesarea.

Из других ядовитых грибов, которые уже нельзя смешать со съедобными, можно указать здесь на следующие:

1. Спорынья (Claviceps purpurea). Ее склероции содержат ряд ядовитых азотистых оснований (эрготинин $C_{35}H_{39}O_6N_5$, корнутин), вызывающих главным образом сокращение гладких мышц. При больших дозах (в качестве примеси к муке) спорынья дает тяжелые отравления, так называемые злые корчи, иногда даже со смертельным исходом. Малые дозы находят широкое применение в медицине — в акушерско-гинекологической практике.

2. Некоторые головневые грибы. Например, Glyceria, пораженная Ustilago longissima, ядовита в свежем состоянии для коров, но делается безвредной в виде сена.

3. Fusarium roseum и некоторые другие виды вызывают явление так называемого «пьяного хлеба», распространенного особенно в Дальнево-

---

[1] Легко отличаются тем, что у Boletus luridus мякоть на разломе быстро синеет, а у Boletus satanas она сначала краснеет и лишь потом синеет.

сточной области. Потребление муки из зерен, пораженных названным грибом, вызывает явления, сходные отчасти с алкогольным опьянением. Действующие начала представляют, повидимому, производные холина. Сходное действие имеют и некоторые другие виды Fusarium, например F. lini на семенах льна («пьяное масло»).

ЛИТЕРАТУРА

Голенкин, 1910. Спутник любителя собирать грибы.
Gramberg, 1927. Pilze unserer Heimat.
Hahn, 1903. Der Pilzsammler.
Лебедева, 1937. Грибы.
Maublanc, 1927. Les champignons de France comestibles et veneneux.
Надсон, 1920. Альбом съедобных и ядовитых грибов.
Рытов, 1925. Съедобные грибы.
Ячевский, 1933. Основы микологии.

Глава XVI

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Культура грибов в сапрофитных условиях. Ввиду различия физиологических свойств разных грибов совершенно невозможно подобрать универсальной питательной среды, пригодной для культуры всех видов без исключения. Однако можно указать ряд таких питательных сред, которые подходят для большего числа видов. При составлении такого рода сред нужно исходить, во-первых, из необходимости обеспечить углеродистое питание — здесь на первом месте, как мы видели выше (стр. 67), стоят углеводы и другие близкие к ним вещества; во-вторых — дать азотистое питание в виде органических источников азота, как пептон и амино-кислоты, или неорганических, как соли аммония, нитраты и нитриты; в-третьих, наконец, дать зольное питание (главным образом K, Mg, S, P). В наибольшем количестве дается источник углеродистого питания, так как он, кроме непосредственной ассимиляции грибом, является для него обыкновенно и наиболее легко используемым источником энергии (дыхательный материал); что касается азотистых веществ, то при этих условиях потребность в них сравнительно не высокая; еще в меньших количествах необходимы неорганические соли как источник зольного питания. Совершенно ясно, что, исходя из этих предпосылок, можно скомбинировать неограниченное число рецептов для составления питательных сред. Здесь мы укажем только некоторые наиболее употребительные.

Состав сред.

Среды определенного состава:

1 Среда Ролена:

Воды	1500
Тростникового сахара	70
Винной кислоты	4
Фосфорнокислого аммония	0,6
Азотнокислого аммония	4
Углекислого калия	0,6
Углекислого магния	0,6
Сернокислого аммония	0,25
Сернокислого цинка	0,07
Сернокислого железа	0,07
Кремнекислого калия	0,07

2. Упрощенная среда Ролена:

Воды	1000
Тростникового сахара	50
Азотнокислого аммония	3
Фосфорнокислого аммония (однозамещ)	1
Сернокислого магния	1
Сернокислого железа	1

Особенностью первой среды, выработанной специально для Sterigmatocystis, но превосходной и для многих других плесеней, является специальная добавка солей железа и особенно цинка, которые в малых дозах действуют стимулирующим образом на рост.

3. Среда Аппеля и Волленвебера:

Воды	1000
Глюкозы	100
NH_4NO_3	20
KH_2PO_4	10
$MgSO_4$	5

4. Среда Ганзена:

Воды	100
Глюкозы или мальтозы	5
Пептона	1
KH_2PO_4	0,3
$MgSO_4$	0,2

5. Среда Геннеберга:

Воды	1000
Глюкозы	100
Пептона	10
KH_2PO_4	2
$MgSO_4$	0,5
$CaCl_2$	0,1

6. Среда Клауссена:

Воды	100
Инулина	2
KH_2PO_4	0,05
NH_4NO_3	0,05
$MgSO_4$	0,02
$Fe_3(PO_4)_2$	0,001

7. Среда Чапека:

Воды	1000
Сахара (глюкоза, мальтоза и др.)	30
$NaNO_3$	2
KH_2PO_4	1
$MgSO_4$	0,5
KCl	0,5
$FeSO_4$	0,01

С р е д ы н е о п р е д е л е н н о г о с о с т а в а. В обычной микологической практике особенно часто употребляются питательные среды неопределенного состава в виде различных экстрактов, изготовляемых или кипячением, или настаиванием на холоде с водой, или, наконец, отжиманием различных, преимущественно растительных, тканей.

Наиболее употребительными из такого рода сред являются следующие:

1. Пивное сусло, т. е. приготовленный горячим способом водный экстракт из ячменного солода. Получается обыкновенно прямо с пивоваренного завода и употребляется или в цельном виде, или разбавленным (до 8° и ниже по Bomé).

2. Мальцэкстракт (сгущенная вытяжка солода). Растворяется в воде большей частью в количестс 2—5%. Сюда нередко добавляется еще 1% либиховского мясного экстракта.

3. Экстракт чернослива (на 1 *л* воды 100—200 *г* мякоти чернослива).

4. Экстракт конского навоза (на 1 *л* воды берется 250—300 *г* свежего навоза).

5. Экстракт картофеля (на 1 *л* воды 300 *г* картофеля, пропущенного через мясорубку).

6. Экстракт овсяной муки (на 1 *л* воды 50—100 *г* муки).

7. Экстракт кукурузной муки (на 1 *л* воды до 500 *г* муки).

8. Экстракт семян гороха или бобов (100 *г* семян кипятятся в 1 *л* воды, или, для получения более тощей среды, 2 горошины на 100 куб. см. воды).

Кроме того, особенно в качестве предварительной, разведочной культуры, часто применяется экстракт того естественного субстрата, на котором гриб найден в природе (соответственных частей того или иного растения и т. д.). Большинство указанных сред (кроме № 1, 2, 3) довольно бедны питательными веществами, поэтому к ним часто прибавляют еще несколько процентов сахара или соответственное количество какой-нибудь из сред большего питательного значения (например к экстракту конского навоза — пивное сусло; получается превосходная питательная среда для развития очень большого количества грибов, особенно копрофильных).

Культура грибов в жидких питательных средах большею частью удается хуже главным образом потому, что мицелий при этом погружается на дно и там развивается ненормально. Поэтому указанные выше и другие им подобные

среды обычно желатинируют, или агаризируют (желатины 10%, агар-агара 1—2%). Также нередко применяются опилки, фильтровальная бумага и т. п., пропитанные соответствующими питательными жидкостями.

Естественные среды. Из естественных твердых сред большое употребление имеют кусочки картофеля, моркови и других овощей; далее, зерна пшеницы, риса и других злаков; хлеб, стебли травянистых, особенно бобовых, растений (Melilotus и др.) и т. п. Из сред особо высокого питательного значения, пригодных для культуры и многих паразитных форм, можно еще указать: кашицу из моркови, смешанную с равным объемом сырых яиц или с половиной объема молока (среда Raimond и Billard). При употреблении в качестве питательных сред зерен, хлеба и т. п. их нужно, конечно, соответственным образом увлажнить. Однако это увлажнение не должно быть чрезмерным, чтобы субстрат при дальнейшей стерилизации не потерял своего пористого строения. При этих условиях мицелий гриба может расти в глубине его, а кроме того, например, при часто практикуемой культуре на зернах злаков в пробирках, известный недостаток воды в верхних слоях часто оказывается благоприятствующим для развития там спороношений, тогда как в более увлажненных нижних слоях обильнее идет вегетативный рост гриба.

На естественных средах так же, как на искусственных, но с содержанием различных вытяжек (среды неопределенного состава), развитие многих грибов происходит значительно лучше, чем на чистых синтетических средах. Это объясняется главным образом наличием в первых стимулирующих веществ типа биоса (стр. 72). Такое же значение имеет часто прибавление к искусственной среде почвенного экстракта.

Реакция питательной среды для большинства грибов предпочтительнее кислая, какая и имеется в большинстве вышеприведенных примеров. Только экстракт конского навоза большей частью бывает слабо щелочным, что исправляется соответствующим подкислением (при желатинировании навозного экстракта специального подкисления не нужно, ввиду значительной кислотности самой желатины). Лишь в немногих случаях предпочтительнее слабо щелочная среда.

Ввиду большого значения во многих случаях реакции среды для развития гриба, для уточнения работы рекомендуется определить ее активную кислотность (pH). Это может быть произведено электрометрическим методом с водородным или хингидронным электродом (с последним только в кислых интервалах pH, которые и нужны обыкновенно для грибов) или при помощи красочных индикаторов (колориметрически). Нужно иметь в виду, что возможно смещение pH при стерилизации, поэтому следует в отдельной пробе проверить этот показатель и после стерилизации. Еще большее смещение pH среды может происходить при дальнейшем развитии в ней гриба, причем направление (в кислую или щелочную сторону) и размеры его могут зависеть как от свойств гриба, так и от состава среды (стр. 68 и 69). Если желательно избежать такого смещения, то к среде прибавляются буфферы в виде соответственных смесей безвредных солей. Чаще всего применяют для этого смеси одно- и двузамещенного фосфатов калия или натрия (от pH-9 до pH-5,3) или смеси цитрата натрия с соляной кислотой (от pH-5 до pH-2).

Подробности определения pH и применения буфферных смесей здесь не могут рассматриваться. Эти указания можно найти в специальных руководствах Вальтера, Лемана, Домонтовича и др., а также у Наумова (1937).

Само собой разумеется, что все среды стерилизуются; при этом часто бывает целесообразнее повторная стерилизация в аппарате Коха, чем автоклав. Особенно это имеет значение для желатинированных сред (в автоклаве происходит пептонизация желатины, и среда не застывает потом), а также для зерен и хлеба, так как в автоклаве они слишком развариваются и теряют свою пористую структуру.

Изолирование в чистую культуру. Метод чистых культур введен в науку впервые именно для изучения грибов Брефельдом почти 60 лет тому назад. В настоящее время чистая культура является необходимым

элементом очень многих микологических работ по крайней мере с такими формами, которые вообще удается культивировать (т. е. не с облигатными паразитами). Правда, имеются указания на преимущества так называемых смешанных культур, т. е. культуры определенного гриба вместе с бактериями (например для некоторых Ascobolaceae). По существу здесь имеют значение не самое присутствие бактерий, а те изменения, какие они вносят в субстрат (см. стр. 74 и 75).

Способы изолирования. При изолировании того или иного гриба большею частью исходят от спор его (также оидий, почкующихся клеток и т. п.). При этом для получения соответственного материала всего лучше воспользоваться естественным отделением спор от производящих их органов. Так, у гименомицетов можно получить весьма чистый и однородный по степени зрелости споровый материал— если поместить на некоторое время под плодовым телом стерилизованные стекла (всего лучше кусочки покровных стекол). От многих аскомицетов, «стреляющих» своими спорами, их можно получить, поместив на небольших подставочках (например на обожженных спичках) стериллизованные покровные стекла над плодовыми телами. В других случаях, как, например, у обычных плесеней из родов Aspergillus или Penicillium, споры приходится просто захватывать платиновой иглой. Однако и здесь обычно удается уже сразу получить достаточно однородный и чистый материал. У таких форм, как Mucor и близкие к нему, эта гарантия чистоты увеличивается еще тем, что здесь обычно удается захватить споры только с одного желаемого спорангия. Тем или иным способом полученный споровый материал (вместе со стеклами, если он собран на них) переносится в пробирку со стерильной водой и там тщательно разбалтывается (если споры очень плотно приклеились к стеклам, то следует предварительно выдержать их 10—15 минут в воде). Затем капли воды из пробирки контролируются под микроскопом на содержание в них спор. В большинстве случаев это возможно при слабом увеличении, не накрывая каплю покровным стеклом. Желательно получить такое разведение, чтобы на каплю, захваченную платиновым ушком, приходилось не более пяти спор. Если спор слишком много, то разведение увеличивают прибавлением новой стерильной воды в пробирку; если их слишком мало, добавляют еще спорового материала. Затем одну или несколько капель достаточно разведенного материала переносят в другую пробирку с расплавленной питательной желатиной, перемешивают там и выливают в чашку Петри. Если работают с агаризированными средами, у которых настолько высокая температура застывания, что некоторые особенно нежные споры могут пострадать от нее, то среду просто выливают в чашки Петри и после застывания наносят на нее споровый материал штрихами, проводимыми платиновым ушком. Выросшие из отдельных спор мицелии затем пересеваются в пробирки.

Получение односпоровых культур. В последнее время приобрели большое значение, особенно в связи с вопросами о гомо- и гетероталлизме, изменчивости и др., точно проверенные односпоровые культуры, т. е. выращенные гарантированно из одной споры. Эта гарантия получается таким образом, что развитие культуры все время контролируется под микроскопом. При этом поступают следующим образом: добиваются такого разведения спорового материала в пробирке, чтобы в капле, захваченной платиновым ушком, была в среднем только одна спора. Затем такие капли наносят на нижнюю поверхность покровного стекла влажной камеры (висячие капли) и, просмотрев их под микроскопом, отмечают те из них, которые действительно содержат одну спору. Когда из такой споры начнет развиваться мицелий, то его захватывают вместе со средой платиновой иглой и пересевают в отдельную пробирку. Таким же образом вместо влажной камеры односпоровые капли можно нанести на поверхность питательной желатины, налитой тонким слоем в чашку Петри. Так как споры грибов обычно достаточно крупны и часто окрашены, то их можно различать при слабых системах, просматривая под микроскопом чашку в перевернутом состоянии (конечно, не открывая ее). Подходящие капли отме-

чаются, и мицелий, выросший на их месте, выковыривается платиновой иглой вместе с кусочком субстрата.

Для тех же целей изучения распределения полов и др. бывает желательно получить односпоровые культуры из всех спор одной сумки или базидии. Для «стреляющих» аскомицетов это сравнительно легко, так как в большинстве случаев здесь споры выбрасываются сразу. Над плодовым телом в подходящей стадии развития помещается покровное стекло, которое через короткое время снимается и просматривается под микроскопом, а на его место ставится новое и т. д. При этом можно найти такое стекло, на которое прилип в виде кучки из 8 спор «заряд» только одной сумки. Это стекло помещается в коническую колбу с расплавленной питательной желатиной и там очень тщательно и продолжительно разбалтывается. Затем желатину охлаждают, все время повертывая колбу около продольной оси, так что получают так называемую «крученую культуру» (Rollkultur), где желатина распределена тонким слоем главным образом на боковых стенках колбы. Из спор через некоторое время вырастают мицелии; число их должно быть равно 8. Если это удалось, то мы несомненно имеем односпоровые мицелии, которые и отсеиваются в отдельные сосуды. У базидиомицетов изолирование таким же способом всех спор с одной базидии возможно только в тех сравнительно немногих случаях, где они сбрасываются одновременно (например у Aleurodiscus). Однако у большинства форм наблюдается последовательное сбрасывание базидиоспор с базидии. Здесь изолирование возможно при помощи микроманипулятора. При помощи этого же прибора некоторым авторам удалось выполнить и более сложную задачу: изолировать споры из сумки или с базидии в том порядке, в каком они расположены там (Dodge, 1929 и Wilcox, 1928 — у Neurospora; Hanna, 1929 — у Ustilago maydis).

Захватывание определенных спор, контролируемое под микроскопом, производится чаще всего тонкой сухой иглой (метод сухой иглы), к которой спора, сидящая на спороносце, легко прилипает. Понятно, что это легче делать с экзогенными спорами, чем с эндогенными. Наиболее удобный материал для иглы — тонкая стеклянная нить, которая отламывается затем вместе с прилипшей спорой и забрасывается в питательную среду. При известной ловкости такие манипуляции, как захватывание одной споры, удаются и без манипулятора, особенно, если спора сравнительно крупная. Конечно, все это можно делать только под микроскопом.

Для того чтобы следить за последовательными стадиями развития под микроскопом, употребляются культуры в висячих каплях во влажных камерах. Наиболее обычным типом их здесь являются камеры из низких стеклянных колец, примазываемых вазелином к предметному и покровному стеклам (камеры ван Тигема). На дно их наливается вода для увлажнения атмосферы камеры, а на нижнюю поверхность покровного стекла наносится возможно более плоская капля питательной среды, в которую и помещается исследуемый материал.

Камера должна быть не очень мала для того, чтобы в ней было достаточно воздуха, а сама капля должна быть достаточно широкой, чтобы грибу было достаточно места для роста. Более мелкие формы нередко удается довести до конца их цикла развития в таких камерах.

В ряде случаев, когда спор не имеется или они не прорастают, изолирование гриба в чистую культуру удается произвести, исходя из мицелия или ткани плодового тела. Например, сапролегниевые легко выделяются, если кусочек их мицелия поместить в чашку Петри на питательной желатине с пептоном. Гифы гриба при этом начинают очень быстро расти по радиусам от места инфекции, так что кончики их вскоре оказываются в зоне, свободной от бактерий и других микроорганизмов. Эти кончики затем отрезаются вместе с субстратом и переносятся на новую среду. После двух-трех таких же пересевов в чашках Петри удается получить абсолютно чистую культуру. Такой же прием удается и у многих других грибов с быстрым ростом мицелия. Из склероция чистая культура обычно легко получается, если стерилизовать его с поверх-

ности погружением на несколько минут в спирт, формалин, раствор сулемы и т. п. и, промыв затем в стерильной воде, вырезать кусочек внутренней ткани. Положенная на питательную среду она дает рост, обыкновенно сразу уже свободный от каких-нибудь посторонних организмов. Таким же образом можно изолировать кусочки внутренней ткани из сочных плодовых тел (без предварительной их стерилизации, или слегка стерилизуя кратковременным опусканием в спирт и обжиганием). Этим способом можно получить чистые культуры таких грибов, как виды Boletus, споры которых до сих пор прорастить не удалось.

Меры предосторожности от засорения культур. При работе с чистыми культурами грибов необходимо строго соблюдать некоторые предосторожности, чтобы избежать иначе очень нередкого их дальнейшего засорения:

1. Засоренные или вообще уничтожаемые культуры должны обязательно предварительно убиваться или нагреванием их в кипящей воде, или, проще, прибавлением к ним нескольких капель формалина, причем в последнем случае чистить посуду рекомендуется только на следующий день. Без указанных мер предосторожности, при чистке культуры ее живые споры разлетаются и заражают всю атмосферу рабочего помещения.

2. При всех манипуляциях с чистыми культурами, как разливка в чашки, пересевы и т. п., рекомендуется пользоваться перевивочными шкафиками, внутреннюю поверхность которых нужно стерилизовать формалином, спиртом и т. п. или смазать глицерином с сулемой.

Культура паразитов на естественных субстратах. Методы инфекции. Представители Uredinales, Erysiphaceae и некоторые другие, как известно, до сих пор не поддаются попыткам выращивания в сапрофитных условиях; их можно культивировать только на соответственных живых растениях. Такая же культура применяется нередко и для тех паразитных форм, которые могут расти и сапрофитно, например для испытания способности заражать то или иное растение. Методика такого рода культуры сводится главным образом к методике инфекции и очень мало затрагивает дальнейшее выращивание гриба, так как предоставляемая ему среда в виде живой ткани соответственного растения слишком сложна, чтобы за немногими исключениями можно было более или менее планомерно видоизменять ее. Методы инфекции для разных грибов в подробностях могут быть весьма не одинаковы, что зависит от их биологических особенностей. Поэтому здесь можно указать только несколько более общих приемов, отсылая за дальнейшими подробностями к более специальной литературе [1].

Инфекционное начало, почти исключительно в виде спор, наносится преимущественно на поверхность листьев и других органов соответственных растений. Иногда практикуется инфекция через поранения: например, для многих паразитов древесных стволов, которые в природе имеют такой способ заражения (так называемые, паразиты ран из Polyporaceae и др.). Еще более специальным способом является прививка кусочка ткани, содержащей мицелий гриба, к здоровому растению (например для ржавчинников, как Uromyces pisi на молочае и многих других, вызывающих так называемое диффузное заражение растения). Споровый материал для инфекции берется или из культуры, если таковая имеется, или чаще прямо с места естественного образования. Пропагативные споры, могущие немедленно прорастать, тотчас же пригодны для инфекции, что же касается покоящихся спор, то они большею частью используются только на другой год после зимовки, проведенной обыкновенно в условиях, более или менее приближающихся к естественным. Обыкновенно пораженные части растения, содержащие такие споры, помещаются в марле-

---

[1] Здесь можно указать, например, на очень полезное руководство Klebahn — Methoden der Pilzinfektion (из Abderhalden, Biologische Arbeitsmethoden). Это руководство переведено на русский язык и выпущено под мало соответствующим его содержанию заглавием: «Диагностика грибных заболеваний». ГИЗ, 1926 г.

вом мешочке или в цветочном горшке и т. п. и выставляются под открытым небом для действия атмосферных влияний. Уже ранней весной находящиеся на них споры оказываются способными к прорастанию. Споровый материал можно затем высушить и хранить в сухом не жарком помещении до надобности. После увлажнения он обыкновенно очень скоро начинает прорастать, развивая, как это типично для большинства покоящихся спор, сразу новые спороношения (см. стр. 129). Сходные условия зимовки требуются для тех многочисленных паразитных пиреномицетов и др., которые развивают на живых листьях только конидиальные спороношения, а сумчатые образуют только на отмерших и перезимовавших листьях.

Самое нанесение заразного начала производится или опрыскиванием заражаемых растений водой, содержащей споры, или просто обсыпанием спорами. Очень удобно при этом воспользоваться естественным отделением их, поместив для этого образующий споры субстрат на заражаемом растении. Что касается самого заражаемого растения, то здесь обыкновенно пользуются маленькими горшечными экземплярами, выдержанными предварительно для испытания на отсутствие у них самостоятельного заражения. Эти горшечные экземпляры растений помещаются под стеклянными колпаками, где и заражаются указанным способом. После этого они остаются еще несколько дней под колпаками, чтобы создать атмосферу высокой влажности, благоприятную для прорастания нанесенных спор. Что касается состояния самих растений, благоприятствующих инфекции и дальнейшему развитию гриба, то для строгих паразитов, как Uredinales, здесь предпочтительнее хорошо упитанные и развитые экземпляры, тогда как для некоторых других заражение идет лучше на ослабленных растениях (для так называемых Schwächeparasiten, как виды Fusarium на злаках, некоторые Botrytis и др.). Далее, можно отметить еще, что для многих паразитов древесных стволов существенным является степень насыщения древесины водой. Для многих, как например Ceratostomella и др., обычное насыщение заболони живого дерева является слишком высоким, а заражение удается хорошо лишь в том случае, если понизить тем или иным способом содержание воды (соответственно повысив содержание воздуха) (Münch, 1909).

В случае почвенных паразитов, которые инфицируют растение через его подземные части (например многие головневые, Fusarium, Plasmodiophora), почва для выращивания опытных растений предварительно стерилизуется нагреванием, и затем в нее в нужный момент вносятся споры соответственного гриба.

Микроскопическое исследование. Микроскопическое исследование грибов в основе представляет мало особенностей по сравнению с другими растительными объектами. Культуры на прозрачной среде, налитой тонким слоем в чашках Петри, могут прямо просматриваться под микроскопом при слабом увеличении. Еще удобнее вырезать кусочек среды вместе с грибом и рассматривать его на предметном стекле. Если нужен боковой вид, то его можно легко получить, отрезав соответственный узкий ломоть среды и положив на стекло боком. При этих условиях большая часть органов размножения рассматривается непосредственно на месте их образования в воздушной среде. Это имеет и преимущества, так как при этом конидиеносцы и т. п. сохраняют свой естественный вид и споры, но вместе с тем и известные недостатки, так как заставляет пользоваться только слабым увеличением, а самое изображение объекта, находящееся в воздухе, много теряет в своей ясности. При более сильных увеличениях, когда необходимо покровное стекло, рекомендуется помещать объект не в воду, а в крепкую уксусную кислоту, которая прекрасно смачивает его (например трудно смачиваемые, иначе, конидиеносцы с конидиями) и удаляет из него воздух. Вместе с тем уксусная кислота значительно меньше деформирует объект и не вызывает отпадения конидий, чем выгодно отличается от часто употребляемого также для этих целей спирта. Если гриб находится на непрозрачном субстрате или сам он слишком массивен и поэтому непрозрачен, то, конечно, необходимы срезы, которые затем в случае нужды могут просветляться (едким кали, лактофенолом и т. д.). В других случаях хорошие результаты дает просто

соскабливание с поверхности субстрата. При изучении мелких сочных плодовых тел очень хорошие результаты нередко дают раздавленные препараты: все плодовое тело или, лучше, толстоватый ломтик, вырезанный из его середины, раздавливается в капле воды между предметным и покровным стеклами. Таким образом, например, у Ascobolaceae легко удается получить хорошие картины аскогенных гиф с сидящими на них асками на разных стадиях развития. Если раздавливание произвести в капле фиксирующей жидкости, то препарат затем можно пустить и на окраску ядер, например гематоксином Делафильда (промывать не снимая покровного стекла). Постоянные препараты, сделанные таким простым способом, лучше заключать в глицерин, так как при перенесении в канадский бальзам они слишком деформируются, а неокрашенные, кроме того, делаются слишком прозрачными до исчезновения некоторых контуров.

С п о с о б ы д и ф е р е н ц и р о в а н н о й о к р а с к и. Для изучения прохождения гиф паразита в ткани питающего растения предложено несколько иногда довольно сложных способов диференцированной окраски их. По нашему опыту очень хорошие результаты дает следующий метод: срезы от руки опускаются на несколько минут в спирт (если изучается не фиксированный материал), и затем после ополаскивания в воде помещаются в раствор следующего состава: Anilinblau (0,1% водный раствор) — 1 часть и молочная кислота — 1 часть. В нем срезы нагреваются на предметном стекле несколько минут до парообразования. Затем после удаления краски они диференцируются при нагревании в одной молочной кислоте. Получаются яркоголубые гифы на бесцветном фоне ткани хозяина. Препараты, изготовленные таким образом, могут сохраняться, не теряя окраски, в молочной кислоте несколько дней и даже недель; если же, удалив молочную кислоту, заключить их в глицерин или бальзам, то получаются постоянные препараты.

Для целей более тонкого цитологического исследования необходима, конечно, более сложная методика. Прежде всего ф и к с а ц и я. Общие правила ее таковы:

1) Фиксируемый материал должен быть свежим и тургесцентным. Если берется материал из природы, то его лучше фиксировать на месте, или, принеся домой, поставить на ночь в условия большой влажности (например ветви или листья с паразитными грибами опустить черешками в воду и все накрыть стеклянным колпаком). То же нужно делать при сборе материала в жаркую засушливую погоду или во время значительных понижений температуры. В теплом и влажном помещении в комнате не только восстанавливается тургор, но и возобновляются митозы, которые при неблагоприятных условиях прекращаются. Дневные и ночные фиксации по нашим наблюдениям в общем не отличаются по обилию ядерных делений.

2) Фиксирующая жидкость должна быстро проникать в фиксируемый материал; для этого вообще нужно фиксировать небольшие кусочки (несколько миллиметров). Если фиксируются листья, особенно водными жидкостями, плохо смачивающими их эпидермис, то из них вырезаются кусочки, содержащие гриб, и жидкость проникает в ткань через разрезы листовой сочной мякоти (кусочки следует потопить, например, металлической пропарафиненной сеткой). Иногда для особо трудно смачиваемых объектов хорошо погрузить их сначала на несколько секунд в 70% спирт и из него уже перенести в водную фиксирующую жидкость. Прониканию жидкости внутрь объекта очень помогает фиксация при пониженном давлении под колоколом насоса (существенное преимущество фиксации в лаборатории перед фиксацией на месте сбора). При этом объекты, плавающие на поверхности жидкости, следует потопить. Когда из них при уменьшении давления выйдут пузырьки воздуха, кран колокола слегка приоткрывается и повышающееся давление загоняет фиксирующую жидкость внутрь объекта. Фиксация культур под насосом производится таким же образом вместе с вырезанными кусочками питательной среды (агар может затем заливаться в парафин, а желатину необходимо отмыть перед заливкой теплой водой, причем после хромовых фиксаций отмывание идет плохо).

Фиксирующие жидкости. Наиболее употребительные в микологической практике фиксирующие жидкости делятся на две основные категории: спиртовые и водные. Преимущество первых в том, что они хорошо смачивают объект и быстро в него проникают, с другой стороны, они часто вызывают значительные деформации и сжимания, особенно клеток с большими вакуолями. Водные жидкости хуже смачивают и проникают, но их действие на клетки более нежное и постепенное; поэтому таких деформаций они обыкновенно не дают.

Спиртовые жидкости:

1) Жидкость Carnoy имеется в нескольких видоизменениях:

a) Абсолютного спирта	3 части
Ледяной уксусной кислоты	1 »
b) Абсолютного спирта	6 »
Ледяной уксусной кислоты	1 »
Хлороформа	3 »
c) Видоизменение Maire:	
Абсолютного спирта	1 часть
Уксусной кислоты	1 »
Хлороформа	1 »
Сулемы до насыщения	

Все преимущества и недостатки спиртовых жидкостей выражены здесь наиболее резко. В общем хорошая фиксация ядер, особенно в клетках с обильной протоплазмой. Прибавление сулемы (по рецепту Мэра) способствует, по нашим наблюдениям, более четким окраскам ядер и их митозов.

2) Жидкость Juel:

Хлористого цинка	2 *г*
50% спирта	100 *куб. см*
Уксусной кислоты	2 » »

Меньше сжимает, чем жидкость Carnoy, но фиксация ядер часто менее четкая.

3) Жидкость Schaudinn:

Абсолютного спирта	100 *куб. см*
Насыщенного водного раствора сулемы	200 » »
Уксусной кислоты	2 » »

4) Спирт абсолютный, или 96°, или спирт с формалином состава: 70% спирта 94—98 частей + формалина 6—2 части. Пригодны преимущественно для анатомических целей, а крепкий чистый спирт также и для цитологических, хотя клетки с значительными вакуолями им сильно сжимаются. Преимущество этих жидкостей в том, что объекты в них могут и сохраняться (для длительных экскурсий).

Водные жидкости:

5) Жидкость Flemming. Чаще употребляют так называемую слабую смесь.

1% хромовой кислоты	180 *куб. см*
2% осмиевой кислоты	25 » »
Уксусной кислоты	12 » »
Дестиллированной воды	210 » »

Осмиеву кислоту можно также прибавлять не в растворе, а в кристаллах, делая по ее количеству расчет всех других ингредиентов. Классическая фиксирующая жидкость, превосходно фиксирующая ядра. Недостаток — медленное проникание, поэтому рекомендуется особенно для мелких объектов или хорошо смачиваемых (например кусочков сочных плодовых тел).

6) Видоизменение Навашина с заменой осмиевой кислоты формалином.

1% хромовой кислоты	15 *куб см*
Формалина	2 » »
Уксусной кислоты	1 » »
Дестиллированной воды	17 » »

Формалин прибавляется перед употреблением. На высших растениях дает очень хорошие результаты. По нашему небольшому опыту работы с этой жидкостью для некоторых грибов она также пригодна, хотя в общем значительно хуже Флемминга.

7) Жидкость Merkel.

1% хромовой кислоты	1	часть
1% хлористой платины	1	»
Дестиллированной воды	1	»

Приближается по характеру фиксации к Флеммингу,, но не чернит объекта. Рекомендуется особенно для молодых стадий развития: аскогоны и т. п.

8) Хромово-уксусная кислота:

Хромового ангидрида	7	*г*
Уксусной кислоты	3	»
Воды	1000	*куб. см*

Особенно для водных форм (сапролегниевые и другие), где дает превосходную фиксацию.

9) Пикроформол:

Формалин (40%)	6	частей
Вода	4	»
Уксусная кислота	1	»

Прибавляется до насыщения пикриновой кислоты.

Пикроформол особенно рекомендуется Maire для гименомицетов. По нашему опыту с Uredinales и некоторыми аскомицетами фиксация ядер получается не вполне удовлетворительная.

10) Сулема с уксусной кислотой:

Сулема	10	*г*
Уксусная кислота	3	*куб. см*
Вода	300	» »

Кроме указанного, существует еще много рецептов водных сулемовых фиксаторов (жидкость Ценкера и др.). Все они имеют более или менее одинаковые достоинства. Фиксация ядер четкая. По нашим наблюдениям сулема (также и в комбинации Schaudinn) дает хорошие результаты у Ustilaginales (прорастание хламидоспор, споридии и т. д.).

Кроме перечисленных, употребляются еще иногда и другие фиксаторы, перечислять которые здесь не нужно. Вообще следует сказать, что выбор фиксатора зависит в первую очередь от объекта, и при работе с незнакомым объектом приходится обыкновенно фиксировать его параллельно несколькими методами.

Продолжительность фиксации зависит от фиксатора и от объекта, чаще всего 12—24 часа. После фиксации фиксирующая жидкость отмывается тщательно водой (для сулемовых фиксаторов — водой или разведенным спиртом с добавкой иода до цвета белого вина). Затем объекты сохраняются в 70-процентном спирту, куда переносятся из воды через 2—3 степени более слабых разведений спирта.

Дальнейшая обработка фиксированного материала: обезвоживание, заключение в парафин и т. д. производится по обычным правилам микроскопической техники, поэтому здесь на этом можно совсем не останавливаться. Можно отметить только, что объекты, зафиксированные с агаром, с ним вместе заливаются в парафин и режутся на микротоме. Это представляет даже значительное преимущество для ориентировки мелких объектов, например, зачатков плодовых тел, или конидиеносцев, которые сидят обыкновенно перпендикулярно к поверхности питательного агара. Способность агара резаться на микротоме используется и для заливки очень мелких свободных объектов. Они помещаются на поверхности плоской застывшей капли 2-процентного агара, на пред-

метном стекле, расправляются и ориентируются там под лупой и затем накрываются второй каплей растопленного агара или лепешечкой уже застывшего (избегать пузырьков воздуха). В последнем случае затем горячей иглой по краям обе лепешечки сплавляются. Затем все снимается со стекла и в таком виде идет на заливку в парафин. Для того чтобы агар лучше был заметен в парафине, что нужно для правильной ориентировки при резании на микротоме, его можно подкрасить разведенным гематоксилином Делафильда. При дальнейшей обработке срезов эту подкраску можно удалить квасцами и т. п., но обычно она не мешает.

Окраска микротомных срезов, преследующая в первую очередь цель выявления клеточных ядер, производится всеми теми способами, какие вообще употребляются в микроскопической технике. Наиболее излюбленными здесь являются железо-гематоксилин по Heidenhain и тройная окраска по Flemming. В последней Orange лучше употреблять не в водном растворе, а в гвоздичном масле. Также его можно заменить Kongokorinth (также в гвоздичном масле). Последняя краска предпочтительнее, так как лучше выявляет стенки грибных клеток. По нашему опыту, кроме названных, хорошей и быстрой окраской для грибов является смесь фуксина с иодной зеленью, или метиленовой зеленью, или анилиновой синькой (Fuchsin-Iodgrün, Fuchsin Methylengrün, Fuchsin-Anilinblau) с последующей диференцировкой подкисленным спиртовым раствором иода. Такие же хорошие результаты дает рекомендуемая особенно Maire последовательная окраска сначала фуксином (Diamantfuchsin) и потом Methylviolett, или Toluidinblau, или Lichtgrün. Подробности применения названных и других окрасок (время окраски, диференцировка и т. д.) различны в зависимости от объекта и способа его фиксации, поэтому их всегда приходится устанавливать опытным путем [1].

Следует добавить еще одно указание: ядерные окраски, особенно анилиновыми красками, лучше в общем удаются после хромовых фиксаторов. По нашему опыту особенно хорошие результаты получаются, если наклеенные и освобожденные от парафина срезы перед окраской выдержать 24 часа в 1-процентном растворе хромовой кислоты (лучше старого побуревшего раствора). Такая обработка полезна как после хромовых, так и после иных фиксаторов.

Окраску ядер не на микротомных срезах, а на мицелии или грубых срезах от руки, вообще, когда бо́льшая часть клеток не вскрыта, всего лучше производить гематоксилином Delafield или Ehrlich. При этом можно пользоваться как крепкими основными растворами, так и, особенно для Delafield, сильно разбавленными водопроводной водой (в 1000 раз и больше). Окраска в разбавленных растворах идет очень медленно, но диференцированно. Также хорошие результаты получаются иногда при действии очень слабых растворов анилиновой или метиленовой синьки, а также Toluidinblau в воде. Срезы от руки, кроме того, недурно красятся и обычными методами, особенно такими, как Fuchsin-Jodgrün и др. ускоренные способы.

Окраска на иные составные части клетки и включения, например хондриозомы, имеет свою методику, не отличающуюся от той, какая применяется и в других группах растений.

Прижизненная окраска. До сих пор мы имели в виду только те окраски, которые производятся после предварительной фиксации, однако возможна и прижизненная окраска. Наиболее употребительной краской здесь является Neutralrot. Он применяется в первую очередь для окраски вакуолей и выявляет их там, где в неокрашенном виде они не заметны (например мелкие вакуоли в виде канальцев в кончиках гиф сапролегниевых). Кроме того, Neutralrot как изменяющий свою окраску индикатор позволяет судить о реакции клеточного содержимого. В некоторых случаях он может применяться даже для диагностических целей, например, по отношению к нему резко различается мицелий Merulius от других разрушителей древесины, как Poria и др.:

[1] О технике окрасок, рецептах и т. д. см. в любом руководстве микроскопической техники, например Schneider-Zimmermann, Das botanische Mikrotechnik, 1922.

Merulius быстро и интенсивно красится, а Poria и др. не красятся. Слабый раствор Neutralrot может служить также, чтобы отличить живые клетки от мертвых. В первых окрашиваются только вакуоли, а вторые обнаруживают сплошную окраску. Прижизненная окраска ядер удается иногда в мицелии всего лучше при действии очень разведенного раствора Toluidinblau.

Вообще методика прижизненных окрасок сейчас только-что разрабатывается, но она обещает дать важные результаты не только для морфологии грибной клетки, но и для ее физиологии как выяснение реакции клеточного содержимого, его восстановительного состояния и др.

ЛИТЕРАТУРА

Вальтер, 1932. Методы определения концентрации водородных ионов.

Домонтович, 1928. Определение концентрации водородных ионов.

Клебан и Сигрианский, 1926. Диагностика грибных заболеваний.

Kuster, 1921. Anleitung zur Kultur der Microorganismen.

Леман, 1929 Измерение концентрации водородных ионов.

Melin, 1936. Methoden der experim. Untersuch. der mycotrophen Pflanzen. Abderhalden's Biolog. Arbeitsmeth. Abt. 11, T. 4, H. 6.

Наумов, 1932. Методы микроскопических исследований в фитопатологии.

Наумов, 1937. Методы микологических и фитопатологических исследований.

Pribram, 1924. Die wichtigsten Methoden bei Arbeiten mit den Pilzen. Abderhalden, Arbeitsmethoden, v. XII.

Самуцевич, 1931. Техника фитопатологических исследований.

Schneider, 1922. Das botanische Mikrotechnik.

Глава XVII

ПРОИСХОЖДЕНИЕ, ФИЛОГЕНЕЗ И КЛАССИФИКАЦИЯ ГРИБОВ

Стоящие здесь вопросы принадлежат к наиболее теоретическим вопросам микологии, где приходится основываться в значительной степени на предположениях и где поэтому нет и, пожалуй, не может быть сейчас единообразных решений. Ввиду этого здесь целесообразно вкратце осветить сначала основные точки зрения, какие имеются на этот предмет.

Прежде всего необходимо отметить большое разнообразие мнений, какое существует по основным вопросам — о происхождении грибов. Здесь нет единогласия ни относительно того, с какими другими растениями они находятся в родстве, ни относительно того, являются ли грибы единой по происхождению группой или отдельные группы их произошли независимо от разных корней, т. е. монофилетично или полифилетично их происхождению.

Основатели современной микологии, де-Бари и Брефельд, стояли на точке зрения монофилетизма грибов и выводили их из зеленых водорослей, специально Siphonales, с которыми у многих простейших представителей действительно имеются значительные черты сходства в строении и размножении. Эти взгляды являются, пожалуй, и сейчас наиболее распространенными в широких ботанических кругах. Они находят отражение и в самом названии низших грибов — фикомицеты, или грибы-водоросли, т. е. группа в известной мере переходная между этими двумя типами растений. Вместе с тем эти представления заставляют видеть в отсутствии у грибов хлорофилла вторичный признак— результат утраты пигмента, бывшего у их предков. Наконец, так как с водорослями (из сифоновых) наиболее сходны такие группы оомицетов с хорошо развитым неклеточным мицелием как Saprolegniales или Peronosporales, то они и должны ставиться в основание ряда грибов. В то же время более просто организованные Chytridiales де-Бари и Брефельд рассматривают как вторично упрощенные в связи с их большею частью паразитным существованием.

Иные взгляды развивает Данжар (1886) и ряд русских ученых, как Гоби (1916) и Ячевский (1927). Они стоят тоже на точке зрения монофилетизма грибов, однако выводят их не из водорослей, а в качестве самостоятельного и параллельного им ряда из низших жгутиковых или подобных им протистов. При этом последние могли быть и не зелеными, так что отсутствие хлорофилла у грибов возможно мыслить и как первичное свойство. Согласно этим представлениям меняется и положение хитридиевых: они рассматриваются как наиболее примитивная группа, из которой эволюционировали более высоко стоящие.

Если приведенные мнения характеризуются тем, что исходят из представления о монофилетическом происхождении грибов, то существует и другое течение, защищающее их полифилетичность. На этой точке зрения стояли еще такие современники де-Бари и Брефельда, как Кон (1872) и Сакс (1870). Последний, например, выводил оомицеты из сифоновых водорослей, зигомицеты — из конъюгат, дрожжи — из протококковых, другие аскомицеты из Coleochaete, ржавчинные — из красных водорослей, а другие базидиомицеты — из харовых.

Позднее, в конце XIX и в начале XX в., под влиянием новых добытых фактов (и одностороннего их истолкования) мнение о полифилетизме грибов получило особо широкое признание и сделалось даже преобладающим. Его крайнее выражение можно видеть, например, в известном компендиуме Lotsy (1907), где по существу грибов как целого не существует, а все распылено по отдельным боковым ветвям, отходящим от разных групп водорослей. Однако даже и более умеренные полифилетисты обыкновенно резко различают происхождение низших и высших грибов. Первые связываются с зелеными водорослями, а вторые — с багряными. Эта последняя связь особенно отмечается для аскомицетов, а также некоторыми и для ржавчинников.

Однако современное состояние микологических знаний опять заставляет, повидимому, возвращаться к монофилетичности у грибов, в крайнем случае к монофилетичности огромного большинства их, допуская, может быть, иное происхождение для некоторых простейших форм (Myxochytridiales). Всего вероятнее, что грибы берут свое начало от простейших организмов, близких к бесцветным жгутиковым.

Что касается дальнейшей эволюции грибов и родственных отношений между ныне существующими группами их, то и эти вопросы далеко не выяснены. Палеонтологические данные здесь, к сожалению, не дают никаких руководящих нитей, так как ископаемые остатки грибов слишком скудны, и хотя известны еще с девонского периода, но большею частью в виде стерильного мицелия или во всяком случае в таком состоянии, которое не дает ясного представления об их организации. Правда, из третичного периода известны и плодовые тела, но это главным образом формы трутовиков, весьма близкие к современным. Вообще на основании палеонтологии можно сделать только заключение о большой древности грибов. Поэтому здесь приходится делать все выводы исключительно на основании сравнения ныне живущих форм. Однако этот метод здесь особенно ненадежен, так как у грибов, может быть, больше чем во всякой другой группе растений играют роль явления упрощения, регресса в связи с их особыми условиями существования. Поэтому здесь особенно трудно отличить первично простое от вторично упрощенного.

Все эти принципиальные затруднения в полной мере сказались в том разнообразии взглядов, какие существуют в филогенетической систематике грибов.

Относительно основного пути эволюции грибов существовало, как известно, две противоположные точки зрения. По мнению де-Бари, здесь в основе лежит половое воспроизведение, имеющееся не только у низших, но и у высших грибов (специально констатировано им у сумчатых), тогда как, согласно учению Брефельда, грибы представляют бесполый ряд организмов, и их эволюция только сказывается на органах бесполого размножения, выражаясь в основе в том, что спорангий и конидиеносец низших грибов, получая более постоянную форму и фиксируя число спор, превращаются соответственно в

сумку и базидию высших. Это разногласие может считаться окончательно решенным в пользу взглядов де-Бари с значительным расширением их в том смысле, что сумка и базидия не только гомологичны друг другу, но и представляют органы по существу полового вопроизведения, а не просто усовершенствованные спорангии и конидиеносцы, как это утверждал Брефельд. Таким образом, характер полового воспроизведения кладется сейчас всеми авторами в основу филогенетической систематики грибов. Тем не менее в подробностях имеется большое различие мнений.

Низшие грибы. Сейчас их принято разделять на архимицетов и фикомицетов, но граница этого деления проводится разными авторами различно. Согласно взглядам Гоби, развитым затем главным образом Сербиновым (1907), Myxochytridiales стоят особняком среди других грибов по целому ряду признаков (отсутствие мицелия, вегетативное состояние в виде голой амебообразной массы) и имеют совершенно самостоятельное происхождение. Эти взгляды приняты и в современном руководстве Геймана (1925), где Myxochytridiales и выделяются в качестве класса Archimycetes, имеющего свои корни среди Flagellata, тогда как другие низшие грибы (в том числе и Mycochytridiales) берут начало от зеленых водорослей. Другие авторы не решаются таким коренным образом раскалывать группу хитридиевых, которая все-таки имеет ряд общих черт (например очень характерно построенные одножгутиковые зооспоры, свойственные большинству их), и поэтому выделяют в качестве примитивных грибов (архимицетов) вместе с Myxochytridiales также и Mycochytridiales. Так это проводится, например, в другом современном руководстве Gwynne Vaughan (1927). Пожалуй, такое разделение нужно признать более целесообразным при современном уровне наших сведений, так как при этом подчеркивается только примитивная организация архимицетов и оставляется в стороне вопрос об их особом происхождении. Остальные низшие грибы, или фикомицеты, характеризуются типично развитым неклеточным мицелием. Из них оомицеты в лице своих наиболее известных представителей напоминают Siphonales из зеленых водорослей. Однако встает вопрос, является ли это сходство результатом филогенетической близости или зависит больше от сходных условий существования (конвергенция). Можно думать, что правильнее последнее и что оомицеты представляют прогрессивную ветвь, берущую начало от архимицетов. Это тем более делается сейчас вероятным, что среди Blastocladiaceae мы имеем до некоторой степени переходные формы между этими группами. Подобно архимицетам и оомицеты являются еще в основе своей водными организмами. Только большинство Peronosporales перешло на наземное существование. Эту группу и рассматривают как наиболее эволюционировавшую среди оомицетов. Вторая большая группа фикомицетов, зигомицеты, всецело эволюционировала в сторону приспособления к наземному существованию. Многие авторы выводят их в качестве второй прогрессивной ветви из архимицетов. При этих представлениях отсутствие у зигомицетов подвижных органов размножения нужно рассматривать как вторичное явление, выработавшееся в соответствии с условиями существования. Однако существует и другое мнение, по которому отсутствие зооспор у зигомицетов представляет первичное явление ввиду того что данная группа происходит от организмов, которые уже сами по себе не имели жгутиковых стадий (вроде современных Conjugatae среди водорослей). Это второе представление кажется нам менее обоснованным.

Аскомицеты в лице своих простейших представителей (Protascales, особенно Endomycetaceae) имеют ясные признаки родства с фикомицетами, что еще усиливается наличием таких промежуточных форм, как Spermatophthora которую с равным правом можно причислить как в ту, так и в другую групп Менее ясно, с какой именно группой фикомицетов можно теснее связать эти простейшие сумчатые грибы; многие (Брефельд) полагают, что с зигомицетами, другие (де-Бари) — с оомицетами. Повидимому, мнение Брефельда оказывается здесь более правильным. Во всяком случае строение половых органов аскомицетов, не содержащих диференцированных гамет, более сближает их с зигомицетами. С Protascales несомненно в близких родственных отношениях

находятся Plectascales как их прогрессивная ветвь. Также довольно тесно примыкают к ним Perisporiales. Тесная близость этих трех отрядов отмечается иногда общим для всех них названием Plectomycetes (см., например, Gwynne Vaughan, 1927). Что касается огромной группы пиреномицетов, то она также примыкает к плектомицетам, хотя, возможно, не к одной какой-нибудь группе их, а к разным, т. е. имеет не вполне однородное происхождение. Из остальных больших групп менее ясно положение дискомицетов. Морфологически они связываются с пиреномицетами через Phacidiales и Hysteriales, однако сомнительно, имеются ли в том же направлении и родственные связи. С другой стороны, дискомицеты могут рассматриваться как конечное звено основного прогрессивного ствола аскомицетов, и в этом смысле, может быть, опираются прямо на Protascales. Однако связующих форм и здесь с ясностью не намечается, кроме, может быть, мало изученного Ascocorticium. С другой стороны, Tuberales представляют несомненную боковую ветвь дискомицетов, развившуюся в связи с условиями подземного существования. Наконец, оригинальная группа Laboulbeniales формально по строению перитеция напоминает пиреномицетов, однако, нельзя указать на прямые родственные связи между ними. С другой стороны, некоторые, принимая во внимание большую оригинальность строения, совершенно отрицают у них связь с аскомицетами и вообще с грибами и склонны рассматривать их как багряные водоросли, приспособившиеся к наземному и паразитному существованию. Однако такое представление, кажущееся наследием того времени, когда аскомицетов вообще охотно связывали с багряными водорослями, в настоящее время не может быть принято. Исследования Thaxter и Faul с достаточной ясностью показали грибную и именно аскомицетную природу Laboulbeniales. Всего вероятнее, что они представляют ветвь пиреномицетов, своеобразно уклонившуюся ввиду их особых условий существования (наружный паразитизм на насекомых и вместе с тем ксерофитизм).

Базидиомицеты. По представлениям Брефельда, базидиомицеты и аскомицеты представляют два параллельных ряда, берущих свое начало, первый от конидиальных фикомицетов, а второй — от спорангиальных; по мнению же [де]-Бари, базидиомицеты представляют боковую ветвь сумчатых грибов и связываются с ними через посредство Uredinales. Отголоски этого учения де-Бари [мо]жно найти и в современной микологической литературе, например у Killian [(19]21) или в новейшей обработке высших базидиомицетов Killerman (Engler, [N]atürl. Pflanzenfamilien, B. 6, 1928); то же в известной степени нашло себе [в]ыражение и у Геймана, ставящего базидиомицетов на продолжение основного [с]твола сумчатых. Однако думается, что в данном случае более соответствует [ис]тине представление Брефельда о параллельном развитии обеих групп, хотя [ос]новные предпосылки его (гомология сумки со спорангием и базидии с конидиеносцем) и не могут сейчас быть приняты. К такому заключению нас приводит не только с несомненностью установленная сейчас гомология сумки и базидии, но и те явления параллелизма, какие наблюдаются в развитии обеих групп.

Базидиальные грибы часто и сейчас делятся на протобазидиомицетов (с разделенной базидией) и автобазидиомицетов (с неразделенной базидией), причем первая группа, как показывает ее название, принимается как примитивная, а вторая как последующая. Однако такое представление, унаследованное главным образом от Брефельда, не может считаться обоснованным. Если исходить из общности происхождения базидии и сумки, то неразделенная автобазидия стоит ближе к последней, чем разделенная протобазидия. Поэтому протобазидиомицеты должны рассматриваться как уклонившаяся вторичная ветвь. Если сохранить деление базидиальных грибов на два отдела, то правильнее переменить название старые Protobasidiomycetes и Autobasidiomycetes на нейтральные в смысле филогенетического значения — Phragmobasidiomycetes и [H]olobasidiomycetes.

Исследованиями Juel (1898) и особенно Maire (1902) установлено два типа [раз]вития базидий: стихобазидиальный — с продольным расположением в ба-

зидии первого веретена делящегося копуляционного ядра и хиастобазидиальный — с поперечным расположением. Многие авторы, придавая этому признаку большое филогенетическое значение, делят базидиомицетов на два параллельных ряда: стихобазидиальных и хиастобазидиальных, причем первый охватывает преимущественно формы более простого строения, а второй эволюционировал дальше до высоко организованных форм. Однако оба эти признака могут встречаться у представителей весьма однородных по остальным свойствам групп (например в семействе Hydnaceae). Поэтому кажется более правильным рассматривать стихо-и хиастобазидиальность как признаки частного характера, не придавая им основного филогенетического значения.

Исходя из сказанного, мы можем представить себе эволюцию базидиомицетов следующим образом. В качестве первоначальных нужно поставить формы без сформированного плодового тела и, может быть, преимущественно с стихобазидиями. Такому положению из современных форм соответствует, например, Peniophora. Затем из таких примитивных форм шла прогрессивная эволюция в направлении выработки и усложнения плодового тела.

В ряде гименомицетов основным моментом ее является выработка гимения — тесного слоя базидий, приспособленного по своему строению и положению на поверхности плодового тела к активному отбрасыванию базидиоспор по мере их созревания. Эта эволюция шла здесь несколькими параллельными рядами, может быть, соответствующими в основном современным семействам: Thelephoraceae, Clavariaceae, Hydnaceae, Polyporaceae и Agaricaceae Из них два последних достигли наиболее высокого уровня как со стороны рассеивания спор, так и со стороны их массовой продукции. Вместе с тем у них, особенно у Agaricaceae, появляется прикрытие гимения на ранних стадиях, что имеет значение как защита его от внешних воздействий. Однако при созревании он обнажается соответственно сохраняющейся у него функции активного разбрасывания спор.

В другом ряде холобазидиомицетов, у гастеромицетов, закрытое положение гимения, или закрытоплодность, остается до конца, и соответственно этому базидиоспоры здесь не отбрасываются активно, а освобождаются пассивно, в результате разрушения общей оболочки плодового тела. Эволюция гастеромицетов также, повидимому, шла несколькими параллельными рядами. Одни из них, может быть, представляют продолжение высших гименомицетов, а другие, возможно, эволюционировали прямо из простейших холобазидиальных грибов и не прошли ступени типичного развития гимения и активного разбрасывания спор.

От этого основного ряда холобазидиальных грибов произошли в качестве боковых ответвлений фрагмобазидиальные. Из них Auriculariales, Ustilaginales и Uredinales характеризуются поперечно разделенной базидией. Две первые группы более ясно связаны, имея вероятно общее происхождение от каких-[нибудь] первичных стихобазидиальных форм. Что касается Uredinales, то [они] уклонились гораздо дальше, так что филогенетические связи их с другими гр[уп]пами не ясны.

Tremellales с их продольно разделенной базидией, может быть [име]ют самостоятельное происхождение от каких-нибудь первичных хиасто[базидиаль]ных форм или представляют только боковую ветвь ряда Auriculariales[-Usti]laginales. В пользу второго предположения можно привести наличие ка[ких-то] известных переходов в строении базидии. Например у Tremella lutescens [базидия] разделена не вдоль, а косо, иногда почти поперек.

На возможность такого происхождения Phragmobasidiomycetes от Ho[lo]basidiomycetes указывает существование среди последних до некоторой степе[ни] переходных форм в виде Dacryomycetales и Tulasnella с их базидиями, дающим[и] ответвления (по развитию первые принадлежат к стихобазидиальному типу, а вторая к хиастобазидиальному).

Что касается вопросов о начальном происхождении базидиомицетов или о том, где происходит смыкание сумчатого и базидиального рядов, то на них мы не можем получить сейчас ответа. Промежуточные формы нам неизвестны и,

весьма вероятно, давно вымерли. Можно только предполагать, что это были просто построенные формы, может быть, напоминающие современных Protasales, но стоящие ниже их в том отношении, что их зигота не развивалась в умку определенной формы и строения, как у аскомицетов, а обладала некоорой способностью к разрастанию и образованию спор в одних случаях внутри общего вместилища, а в других на его поверхности. Подобное этому прорастание зиготы мы имеем у современных Mucorales. В наиболее типичных случаях они прорастают зародышевым спорангием, а у представителей, утративших спорангии,—вероятно, зародышевым конидиеносцем (см. стр. 227 и 393).

Несовершенные грибы. Последняя большая группа грибов — Fungi imperfecti, как обнимающая чисто бесполые состояния грибов, не укладывается в рамки филогенетической системы, строящейся на основе полового воспроизведения. Правда, весьма вероятно, что большинство несовершенных грибов имеет свои корни среди аскомицетов как бесполые конидиальные состояния последних. Однако, где это фактически доказано нахождением сумчатых стадий, там соответственная форма переносится к аскомицетам, огромное же большинство других остается в том же неопределенном положении. Возможно, что некоторые из них имеют иные родственные связи, например, с базидиомицетами. Так как мы не имеем данных для решения такого рода вопросов, то поэтому классификация несовершенных грибов, совершенно необходимая ввиду обширности этой группы, строится на других принципах, представляя пример искусственной системы. В подробностях она не одинакова у разных авторов.

ЛИТЕРАТУРА

Church, 1919. Thalassiophyta and the subaerial transmigration. Botan. Memoirs. Oxford. Univ. N 3.

Gäumann, 1926. Vergleichende Morphologie der Pilze.

Ячевский, 1927. Филогенетика грибов. Сборник, посвященный И. П. Бородину.

Metz, 1929. Versuch einer Stammesgeschichte des Pilzreiches. Schriften d. Königsberg. lehrt. Gesellschaft. Naturwiss. Kl.

Сербинов, 1907. Организация и развитие некоторых грибов Chytridineae. Ботан. записки, т. 24.

Vuillemin, 1907. Les champignons. Essai de Classification.

Глава I

I. КЛАСС ARCHIMYCETES

В принятом здесь понимании архимицеты вполне соответствуют группе хитридиевых грибов (Chytridineae) более старых авторов. Новое название Archimycetes имеет в виду подчеркнуть, что здесь объединяются формы примитивной организации, занимающей в известной мере переходное положение между простейшими организмами типа протистов (Flagellata) и более высоко и типично организованными грибами. Архимицетов известно в настоящее время около 300 видов, которые чаще всего встречаются как паразиты на водорослях, реже — в сапрофитных условиях. Некоторые приспособились к наземному существованию как паразиты сухопутных растений. Одни из архимицетов совершенно не имеют мицелия, и тело их в вегетативном состоянии представлено голой протоплазменной массой. Другие развивают зачаточный мицелий, и их тело, одетое в вегетативном состоянии оболочкой, состоит обыкновенно из центральной части, содержащей клеточное ядро, и отходящих от нее тончайших нитей, которые хотя и соответствуют физиологически мицелию, но отличаются тем, что собственных ядер не имеют и не обладают поэтому той степенью самостоятельности, какая свойственна гифам нормального мицелия.

Размножение — зооспорами, у большинства весьма характерного строения: самое тело зооспоры — обычно округлое, иногда слегка амебообразное, с одной каплей масла; от него отходит один длинный жгутик, направленный при движении чаще назад. Движение зооспор — толчками, зигзагообразное [1].

Зооспоры образуются в зооспорангиях, появляющихся большей частью по одному на вегетативном теле, причем последнее полностью потребляется на построение зооспорангия, и по выходе зооспор жизнь особи прекращается (холокарпические формы). У более высокоорганизованных архимицетов на особи может развиться одновременно или последовательно несколько спорангиев (эукарпические формы). У многих кроме обычных тонкостенных зооспорангиев известны еще более прочные толстостенные образования. Они могут выдерживать высыхание и пр. и прорастают, насколько это выяснено у ряда видов, после периода покоя такими же зооспорами, почему и называются покоящимися спорангиями, или также цистами. Иногда они развиваются в результате оплодотворения, у большинства же бесполым путем.

Класс Archimycetes делится на два порядка.

1. Myxochytridiales. Мицелий совершенно отсутствует. Вегетативное тело в виде голой протоплазменной массы.

2. Mycochytridiales. Мицелий в зачаточном состоянии имеется. Вегетативное тело одето оболочкой [2].

---

[1] Строение зооспор и специально капли масла в них послужили основанием и для наименования Chytridineae от греческого Chytridion — капелька.

[2] Некоторые авторы совершенно отвергают связь между названными двумя группами и признают в качестве архимицетов только Myxochytridiales, противополагая их всем остальным грибам (относительно принятой здесь точки зрения см. стр. 167).

1. ПОРЯДОК MYXOCHYTRIDIALES

Сюда относится около сотни видов внутриклеточных паразитов, встречающихся иногда и на животных, но главным образом распространенных на водорослях, водных грибах, а также на высших наземных растениях [1].

В подробностях строения и развития Myxochytridiales весьма неодинаковы и объединяются они главным образом отрицательными признаками: во-первых, тем, что не образуют мицелия, во-вторых, тем, что их вегетативное тело представлено голым участком протоплазмы. Лишь при образовании органов размножения (спорангии, цисты) около них выделяется твердая оболочка.

К Myxochytridiales относятся следующие семейства.

1. Olpidiaceae. Зооспоры с одним жгутом, направленным при движении назад. Циста прорастает как один зооспорангий.

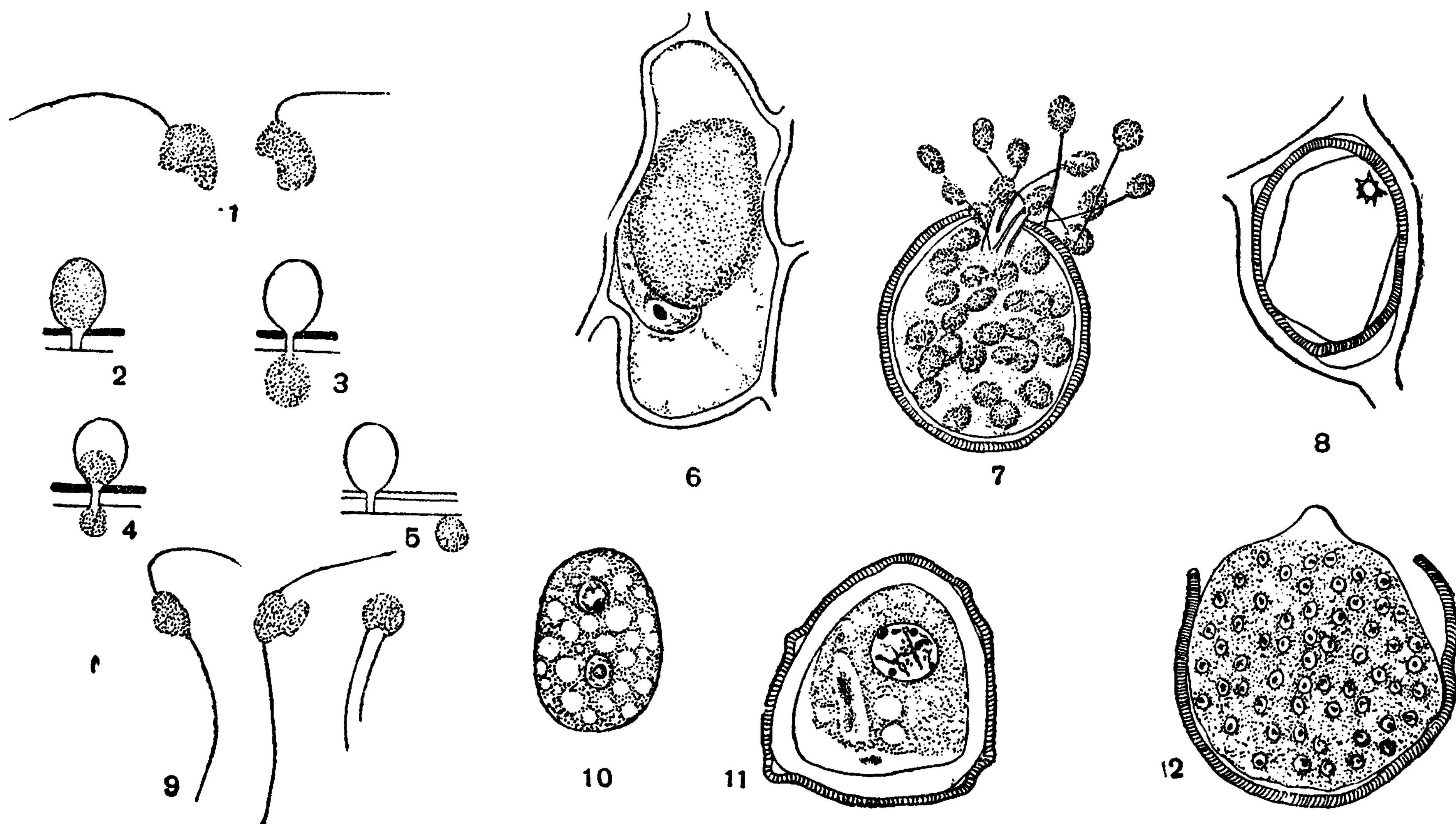


Рис. 77. Olpidium viciae: *1* — зооспоры, *2—5* — зооспоры переливаются в клетку хозяина, *6* — голое тело паразита в клетке хозяина, *7* — прорастание зооспорангия, *8* — опорожненный зооспорангий, *9* — копуляция гамет, *10* — молодая зигота с двумя ядрами, *11* — зрелая зигота, оба ядра слились, *12* — многоядерная покоящаяся спора при начале прорастания.

2. Synchytriaceae. Зооспоры, как у предыдущего. Цисты прорастают в кучку спорангиев (сорус).

3. Woroninaceae. Зооспоры почковидной формы с двумя жгутиками, отходящими несколько асимметрично (вбок).

Сюда же в последнее время часто присоединяют еще

4. Plasmodiophoraceae. Зооспоры с одним жгутом, направленным вперед, переходящие в амебообразное состояние. Имеются указания на слияние их и образование плазмодия.

1. **Семейство Olpidiaceae.** Главный род Olpidium, насчитывающий около 20 видов.

В качестве представителя можно взять Olpidium viciae, паразитирующий на Vicia unijuga в Японии и подробно изученный Kusano (1912). Одножгутиковые зооспоры попадают весной на листья Vicia и, втягивая жгутик, одеваются оболочкой и переливают затем свое содержимое в виде голого одноядер-

[1] На последних они развиваются особенно на подземных частях — корнях, клубнях и т. п., что стоит в связи с их размножением зооспорами, которые могут распространяться по влажной почве. Большинство представителей большого рода Synchytrium и некоторые другие развиваются на надземных частях высших растений — на листьях и молодых стеблях, но и здесь первоначальное заражение, поскольку это выяснено, имеет место тогда, когда они при прорастании проходят через слой влажной почвы.

ного протопласта в эпидермальную клетку хозяина. Здесь паразит разрастается, делается многоядерным и, наконец, одевается оболочкой, превращаясь в спорангий. Его содержимое вскоре распадается по числу клеточных ядер на зооспоры, которые и выходят наружу через короткую шейку, образующуюся на спорангии и прободающую наружную стенку клетки хозяина (рис. 77, *1—8*). Указанный бесполый цикл развития занимает период в 5—10 дней и может повторяться в течение лета.

Если прорастание спорангия по тем или иным причинам задерживается, то выходящие из него, наконец, зооспоры, находящиеся в состоянии голодания, начинают функционировать как гаметы, попарно копулируя друг с другом (рис. *77*, *9*). Получается двужгутиковая планозигота (т. е. подвижная зигота), которая, как зооспора, садится на поверхность клетки эпидермиса, одевается оболочкой и переливает внутрь свой протопласт. Здесь он разрастается, сохраняя однако первоначальную двуядерность и, наконец, одевается особо толстой двуслойной оболочкой, превращаясь в цисту или покоящийся спорангий, прорастающий обычно только следующей весной. Перед прорастанием его два ядра сливаются, и затем копуляционное ядро начинает быстро размножаться, причем первое деление его показывает черты редукционного деления. В конце концов, из покоящегося спорангия выходят такие же зооспоры, как и из простого бесполого спорангия (рис. *77*, *10—12*).

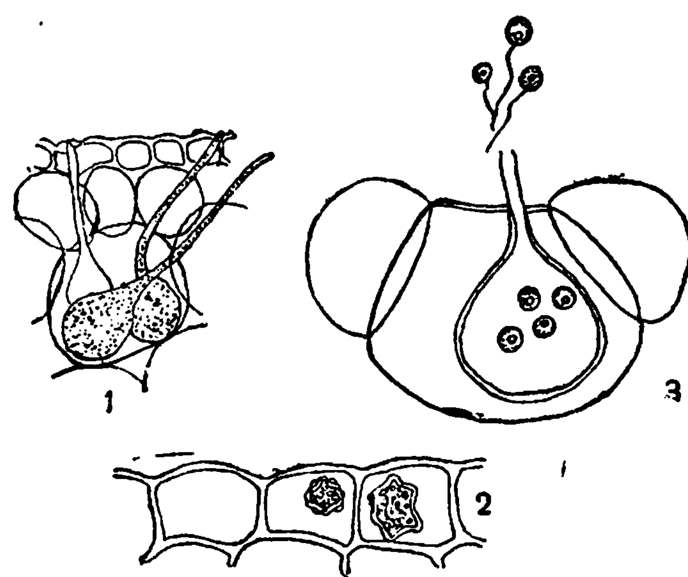


Рис. 78. Olpidium brassicae: *1* — зооспорангии, *2* — покоящиеся спорангии; *3* — Olpidium pendulum в пыльце сосны.

Таким образом, у Olpidium viciae мы имеем бесполый и половой цикл развития, причем второй осуществляется посредством тех же зооспор, как и первый, но только поставленных в несколько особые условия (голодание). Несмотря на эту примитивность полового процесса, тем не менее в связи с ним здесь наблюдается ясная смена ядерных фаз: гаплоидной, соответствующей бесполому циклу, и диплоидной, связанной с половым циклом. Их отличием является то, что гаплоидная фаза может повторяться, и ядра ее размножаются во время цикла развития; что же касается диплоидной фазы, то она не повторяется и представлена цитологически в виде двуядерной стадии (дикариофит) с кариогамией и образованием диплоидного ядра в конце. Ядра этой диплоидной фазы не размножаются.

Из других видов Olpidium можно указать на Olpidium brassicae, часто встречающийся у нас на молодых растениях капусты, где он вызывает поражение корней и особенно корневой шейки, известное под именем черной ножки. Его спорангии помещаются часто не в эпидермальных клетках, а в более глубоких слоях коровой паренхимы, в связи с чем шейки их, выводящие зооспоры, отличаются значительной длиной. Такое же более глубокое положение наблюдается иногда и у покоящихся спорангиев (рис. 78) [1]. Они одеты толстой оболочкой со звездчатыми контурами и освобождаются только после сгнивания пораженной ткани. Интересно отметить, что у Olpidium brassicae покоящиеся спорангии в молодости оказываются также двуядерными, так что весьма вероятно их половое происхождение. Такая же двуядерность их отмечена у Olpidium salicorniae (на корнях Salicornia herbacea) и Olpidiaster (Asterocystis) radicis (на корнях различных травянистых растений, особенно крестоцветных; часто встречается также на льне). Из других видов заслуживает еще упоминания Olpidium pendulum, очень обычный у нас на попавшей в воду

[1] Надо думать, что у этой формы вегетативное тело паразита может проникать после заражения растения в его более глубокие части, переходя из клетки в клетку, вероятно, через поры в оболочке.

пыльце, особенно сосны. Здесь он развивается уже на отмерших клетках, т. е. является по существу сапрофитом, хотя и внутриклетным.

Monochytrium stevensianum на Ambrosia artemisifolia в Северной Америке интересен тем, что у него вместо зооспор образуются амебы, которые по некоторым указаниям могут копулировать друг с другом.

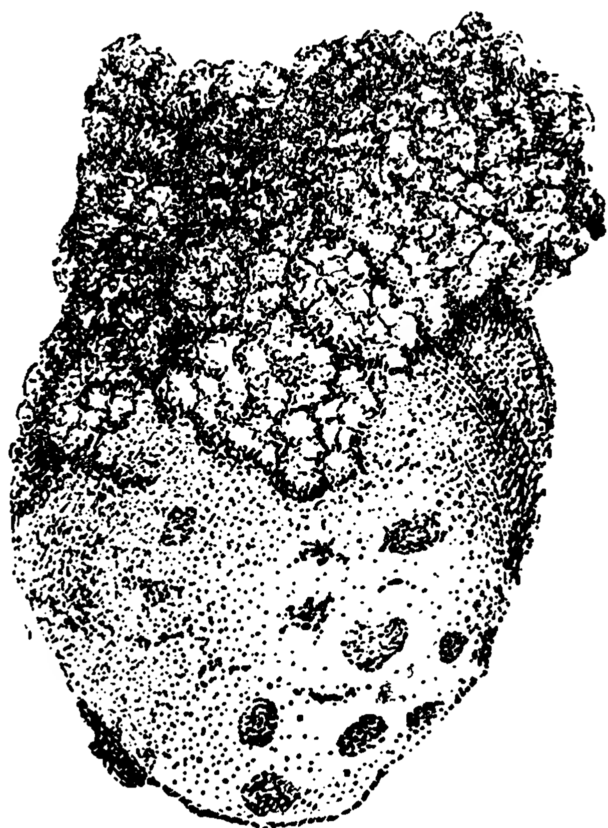


Рис. 79. «Рак» картофеля, вызванный Synchytrium endobioticum.

Из паразитов на животных можно указать на Sphaerita endogena, паразитирующую на Euglena и др., Dermocystidium pusula, вызывающий небольшие опухоли на жабрах форели, и Rhinosporidium Seeberi, обнаруженный в полипообразном разрастании у человека. Эти виды показывают известные черты сходства с Sporozoa.

2. **Семейство Synchytriaceae** довольно близко к Olpidiaceae, отличаясь главным образом тем, что их циста прорастает не прямо в спорангий, а распадается на несколько клеток (спорангиев), из которых уже и выходят зооспоры такого же строения, как и у Olpidium.

Главный род семейства, Synchytrium, насчитывает около 70 видов, паразитирующих на высших наземных растениях. В качестве примера возьмем Synchytrium endobioticum, паразитирующий на клубнях картофеля (реже на других органах его) и вызывающий так называемый рак их — заболевание, очень распространенное в Западной Европе и Северной Америке (рис. 79). Одножгутиковая зооспора Synch. endobioticum садится на поверхность молодого клубня картофеля и, не одеваясь оболочкой, переливается в одну из его эпидермальных клеток. Под влиянием паразита эта последняя несколько разрастается (но не делится), а клетки мякоти начинают усиленно размножаться, образуя опухоль, называемую **раком**. Клетки эпидермиса, окружающие зараженную клетку, также делятся и разрастаются, так что здесь на поверхности опухоли получаются своеобразные розетки, заключающие в центре своем клетку с паразитом. Этот последний растет, сохраняя свою одноядерность и затем одевается двуслойной оболочкой, превращаясь в летнюю цисту, иначе начальную клетку, или просорус (рис. 80, *1*—*3*). Она способна сейчас же прорастать, причем образует в свободном пространстве клетки хозяина мешковидный вырост — будущий сорус, покрытый только тонкой внутренней оболочкой (эндоспорий). В него переходят из просоруса протоплазма и ядро, которое и начинает здесь сейчас же делиться, а затем содержимое соруса распадается внутри его общей оболочки на 5—7 многоядерных, одетых собственными оболочками клеток, представляющих уже спорангии (рис. 80, *4*). Число ядер в каждой из них увеличивается еще до 200—300, и, в конце концов, образуется

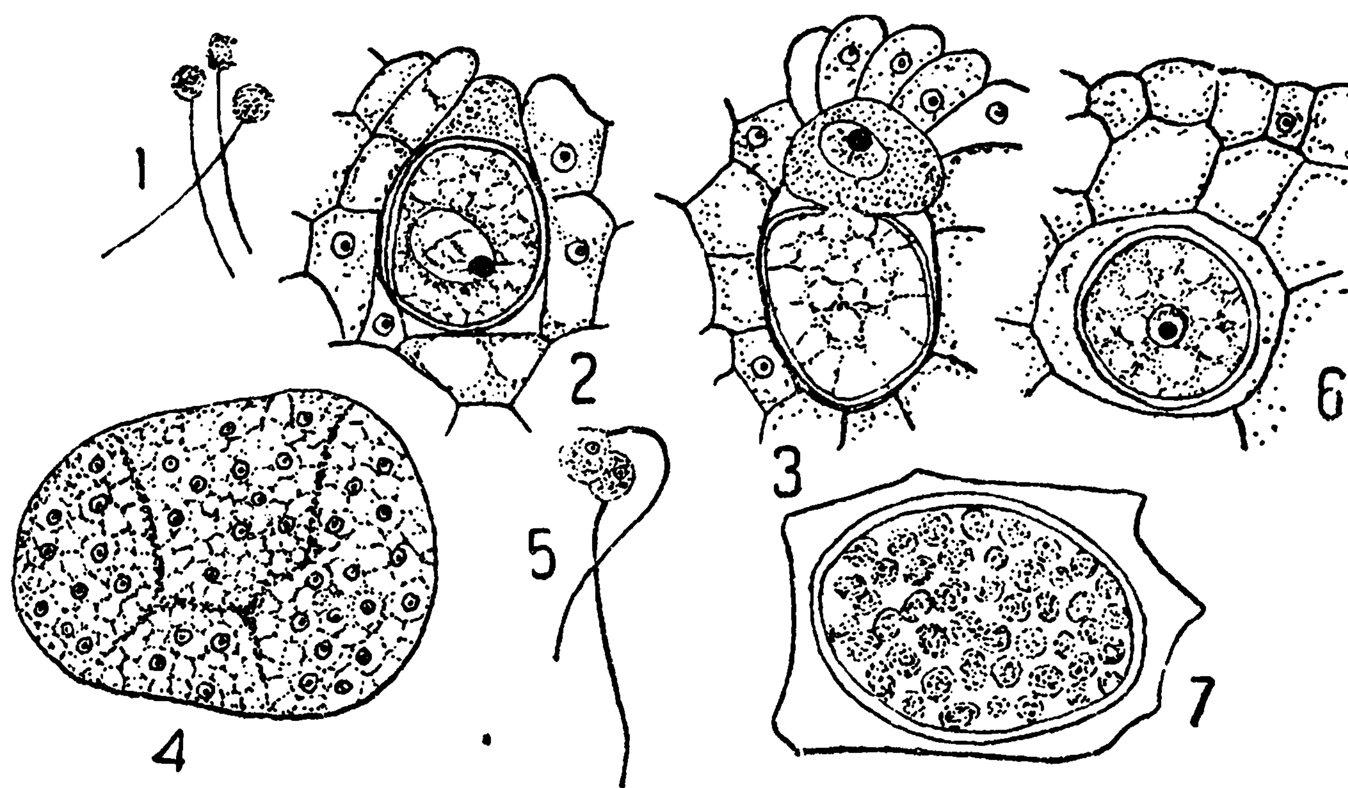


Рис. 80. Synchytrium endobioticum, *1* — зооспоры, *2* — летняя циста в клетке эпидермиса, *3* — начало ее прорастания, *4* — распадение на отдельные спорангии, *5* — копуляция, *6* — зимняя циста, *7* — ее прорастание.

соответственное число зооспор. От давления, вызываемого взбухающими клетками опухоли и «розетки», спорангии выдавливаются сначала из общей оболочки соруса, а затем и из клетки хозяина, после чего содержащиеся в них зооспоры освобождаются.

Подобно Olpidium viciae те же зооспоры, но вышедшие из перезрелых сорусов, попарно копулируют (рис. 80, *5*), причем здесь сейчас же происходит и слияние их ядер, так что получается двужгутиковая планозигота с одним диплоидным ядром (Curtis, 1921). Она также переливается в эпидермальную клетку хозяина, но оказывает на нее несколько иное действие, стимулируя деление ее в тангентальном направлении, в результате чего паразит оказывается в глубине ткани, отделенный от поверхности 2—3 слоями клеток. Он дает зимнюю, или покоящуюся, цисту, которая, прорастая, прямо развивает зооспоры, не разделяясь на сорус зооспорангиев (рис. 50, *6* и *7*). Надо полагать, что здесь при прорастании происходит редукция первоначального ядра, однако непосредственно редукционного деления не наблюдалось.

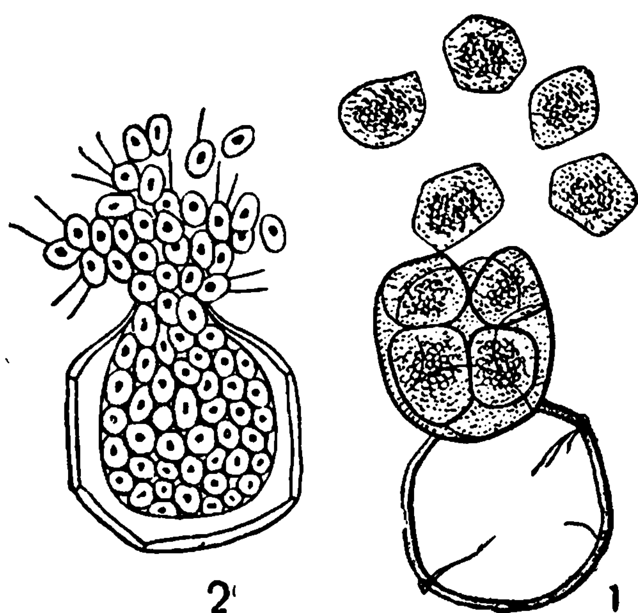


Рис. 81. Synchytrium stellariae: *1* — прорастание цисты сорусом спорангиев; *2* — прорастание спорангия зооспорами.

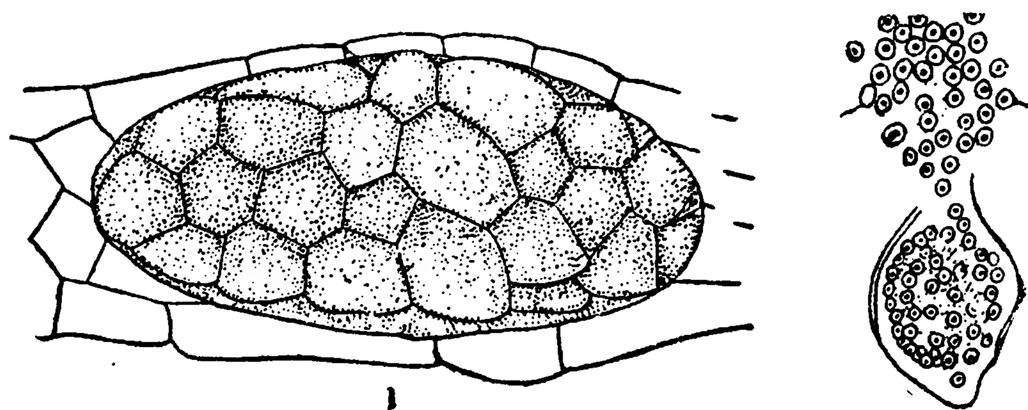


Рис. 82. Synchytrium taraxaci: *1* — прорастание летней цисты сорусом спорангиев, *2* — прорастание спорангия зооспорами.

Если сравнить описанный цикл развития Synch. endobioticum с тем, что мы видели выше у Olpidium viciae, то можно видеть значительное сходство. Здесь также имеются бесполый и половой циклы, проходящие первый в гаплоидной, а второй в диплоидной фазе. Особенностью Synchytrium endobioticum, кроме способа прорастания его летних цист (образование сорусов спорангиев), является по существу только то, что у него за копуляцией гамет следует сейчас же и кариогамия, так что диплоидная фаза представлена не двуядерной стадией, как у Olpidium, а одноядерной с диплоидным ядром, которое, однако, как и у Olpidium, не размножается в диплоидном состоянии и, вероятно, претерпевает редукцию в начале прорастания зимней цисты.

У остальных видов Synchytrium не установлено полового процесса. Однако у большинства имеются и летние, и зимние цисты. Последние, вероятно, должны по существу соответствовать половому циклу, хотя возможно, что у большинства видов они развиваются без оплодотворения — партеногенетически.

По характеру цист и прорастанию их Synchytrium делится на три основных подрода.

1. Pycnochytrium. Имеются только толстостенные цисты. При прорастании они дают пузыревидный вырост — просорус, в котором содержимое цисты разделяется на отдельные зооспорангии, освобождающиеся через разрыв оболочки просоруса. Сюда относится большинство встречающихся у нас видов: Synchytrium mercurialis, Synchytrium anemones и др. Относимый сюда же S. aureum указывался на многих различных хозяевах (Lysimachia, Potentilla, Valeriana, Hypericum и др.); сейчас он разделяется на несколько более узко специализированных рас.

2. Mesochytrium. Имеются тонкостенные летние и толстостенные зимние цисты. Последние прорастают прямо зооспорами, не распадаясь на отдельные спорангии. Летние цисты при прорастании развивают, как у предыдущего подрода, просорус, и уже в нем содержимое цисты распадается на отдельные зооспорангии. Synchytrium endobioticum, S. succisae, S. stellariae (рис. 81).

3. Eusynchytrium. Имеются, как у предыдущего, и летние, и зимние цисты. Последние прорастают прямо зооспорами, не распадаясь на отдельные спорангии, а летние цисты делятся на отдельные спорангии еще внутри оболочки цисты и освобождаются через разрыв ее. Synchytrium taraxaci (рис. 82).

3. Сем. Woroninaceae. Внутриклеточные паразиты на водных грибах и водорослях. От предыдущих семейств отличаются прежде всего своими двужгутиковыми зооспорами. Вегетативное тело в виде голой амебообразной протоплазмы, часто с трудом отграничиваемой от протоплазмы хозяина. При разрастании тело паразита, насколько известно по изученным цитологически представителям, делается многоядерным и в некоторых случаях может вегетативно распадаться на участки, развивающиеся далее самостоятельно и образующие в конце концов зооспорангии, или покоящиеся спорангии.

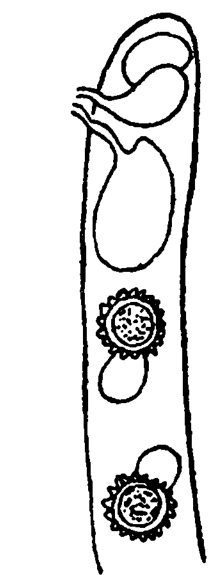


Рис. 83. Olpidiopsis saprolegniae: спорангии с выводящими шейками, покоящиеся шиповатые спорангии с придаточными клетками (пустыми) в нити.

В качестве примера возьмем лучше среди других изученный Olpidiopsis saprolegniae, паразитирующий в гифах сапролегниевых. Зооспора паразита садится здесь на гифу хозяина, одевается оболочкой и переливает внутрь свое протоплазменное содержимое. Там оно переносится током протоплазмы к кончику гифы, вызывая местное вздутие. Разросшись, голая амебообразная протоплазма паразита округляется и, одевшись тонкой оболочкой, развивается в зооспорангий, из которого зооспоры выходят через короткую шейку, прободающую изнутри стенку гифы хозяина. Весь этот цикл бесполого размножения занимает 2—3 дня и может многократно повторяться. При неблагоприятных условиях питания наступает половой процесс, который осуществляется здесь внутри гифы хозяина и заключается в слиянии двух вегетативных особей (хологамия). При этом вегетативные многоядерные тела паразита одеваются оболочками и попарно копулируют друг с другом, причем содержимое одного, обыкновенно меньшего (мужского), переходит в другое, большее (женское). После этого последнее вырабатывает более толстую шиповатую оболочку и развивается в покоящийся спорангий, а пустая оболочка мужского остается прикрепленной к нему в виде так называемой придаточной клетки (рис. 83). Иногда такая же копуляция происходит между несколькими клетками, причем одна функционирует как женская, а две-три другие — как мужские, переливая в первую свое содержимое. В этих случаях развивающийся из женской клетки покоящийся спорангий несет несколько придаточных клеток. Покоящийся спорангий после некоторого периода прорастает, причем образовавшиеся в нем зооспоры выходят через такую же выходящую шейку, как и у обычного спорангия. Olpidiopsis saprolegniae изучен в общем далеко не достаточно с цитологической стороны. Можно думать, что покоящийся спорангий, который возникает половым путем, представляет здесь диплоидную фазу и что при его прорастании происходят редукция и возвращение к гаплоидному состоянию. Если это так, то ядерный цикл его напоминает Olpidium. Отличие здесь наблюдается в самой форме полового акта, представленного слиянием двух многоядерных протопластов, что, вероятно, влечет за собой попарное слияние многих ядер.

На тех же сапролегниевых паразитирует близкий по внешности Pseudolpidium saprolegniae. У него развиваются такой же формы спорангии с тонкой гладкой оболочкой, прорастающие немедленно, и покоящиеся с толстой шиповатой оболочкой. Последние в отличие от Olpidiopsis не имеют придаточ-

ных клеток и, надо думать, развиваются без оплодотворения — партеногенетически. У некоторых других видов того же Pseudolpidium наблюдалось вегетативное деление паразита во время его амебообразной стадии (Сербинов, 1907).

Woronina паразитирует также на сапролегниевых или на водоросли Vaucheria. Под влиянием паразита нить хозяина делится поперечными перегородками на ряд камер. Содержащиеся в них голые протоплазменные тела паразита разрастаются, делаются многоядерными и могут в таком виде вегетативно размножаться, отделяя одноядерные амебы. В конце концов, в таких камерах, лишённых уже протоплазмы хозяина, образуются в значительном количестве свободно лежащие округлые зооспорангии, которые вскоре прорастают, выпуская свои зооспоры через короткие выводные трубки, прободающие изнутри стенку клетки хозяина. Кроме того, Woronina развивает в таких же камерах покоящиеся цисты в виде тесной группы мелких, одетых плотными оболочками клеток (рис. 84). При прорастании их развиваются зооспоры.

Близкий род Rozella паразитирует также в гифах сапролегниевых, вызывая в них появление таких же камер. Каждая из них превращается в один зооспорангий со стенкой, не отделенной от стенки камеры. Кроме того, у Rozella известны и покоящиеся цисты в виде отдельных шаров, свободно лежащих в вздутых ветках гифы. Их прорастание неизвестно. Половой процесс у Woronina и Rozella неизвестен.

4. **Семейство Plasmodiophoraceae.** Сюда относятся пять-шесть видов внутриклеточных паразитов высших растений, вызывающих у них обыкновенно местные разрастания или опухоли пораженных мест. Лучше других, хотя далеко еще не достаточно, изучена Plasmodiophora brassicae, вызывающая опухоли на корнях капусты и других крестоцветных, известные под именем килы (рис. 85).

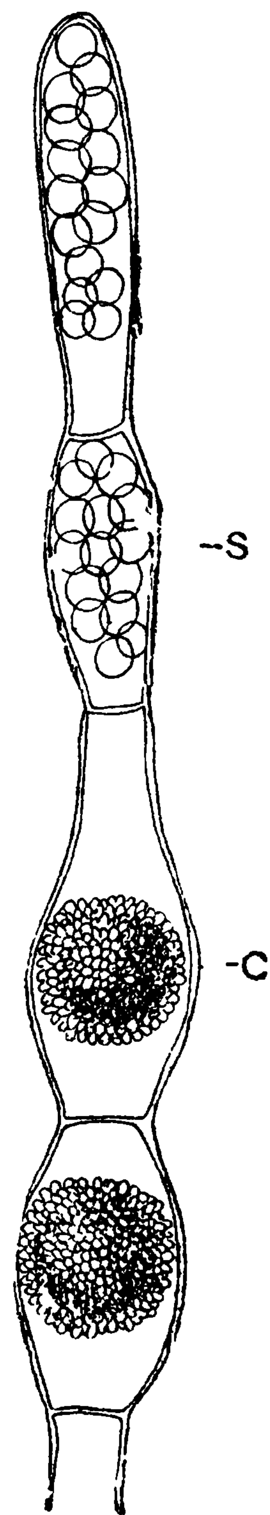


Рис. 84. Woronina polycystis в нити Saprolegnia; S — спорангии, *C* — сорусы покоящихся цист.

При исследовании молодой опухоли обнаруживается, что паразит расположен в некоторых обыкновенно более крупных клетках ее паренхимы в виде амебообразных плазматических тел, более густых и зернистых, чем протоплазма клеток хозяина. В дальнейшем собственное содержимое этих последних исчезает, и они оказываются выполненными сплошной протоплазмой паразита. По описанию первого исследователя Plasmodiophora, Воронина (1878), при этом происходит слияние отдельных амебообразных тел и образование плазмодия. Позднее он распадается на мелкие округлые споры, которые освобождаются после сгнивания килы на другой год и прорастают каждая одной зооспорой, имеющей один жгут, направленный вперед, и амебообразный задний конец. Зооспоры превращаются в амебы, и эти последние проникают в корни капусты, вызывая новую опухоль. Ворониным Plasmodiophora была отнесена к миксомицетам, которые имеют в общем сходный цикл развития. Особенность ее — отсутствие собственной оболочки, которая окружала бы общую массу спор, соответственно оболочке спорангия у других миксомицетов, — объясняется здесь ее образом жизни как внутриклетного паразита. Позднейшие авторы (Навашин, Мер и Тисон и др.) дали ряд ценных дополнений цитологического характера к основным наблюдениям Воронина. Согласно их данным молодые амебы в клетке хозяина одноядерны, затем, разрастаясь, делаются многоядерными, причем ядра их размножаются митотически несколько особым способом (промитозы). Одновременно с этим более взрослые амебы отшнуровывают от себя одноядерные большею частью кусочки — новые амебы (рис. 86, *1*, *2*). Ввиду того что клетки хозяина на ранних стадиях заражения значительно размножаются, новоотделенные амебы попадают во вновь образовавшиеся клетки. Этим объясняется, что на более поздних стадиях зараженные клет-

ки расположены гнездами [1]. Позднее в клетке хозяина образуется сплошная протоплазменная масса паразита (плазмодий). Ее многочисленные ядра в известный момент все одновременно делятся два раза, причем происходит редукция числа их хромозом (Horne, 1930). Получившиеся в учетверенном числе гаплоидные ядра попадают по одному в споры, на которые вскоре распадается плазмодий (рис. 86, *3*).

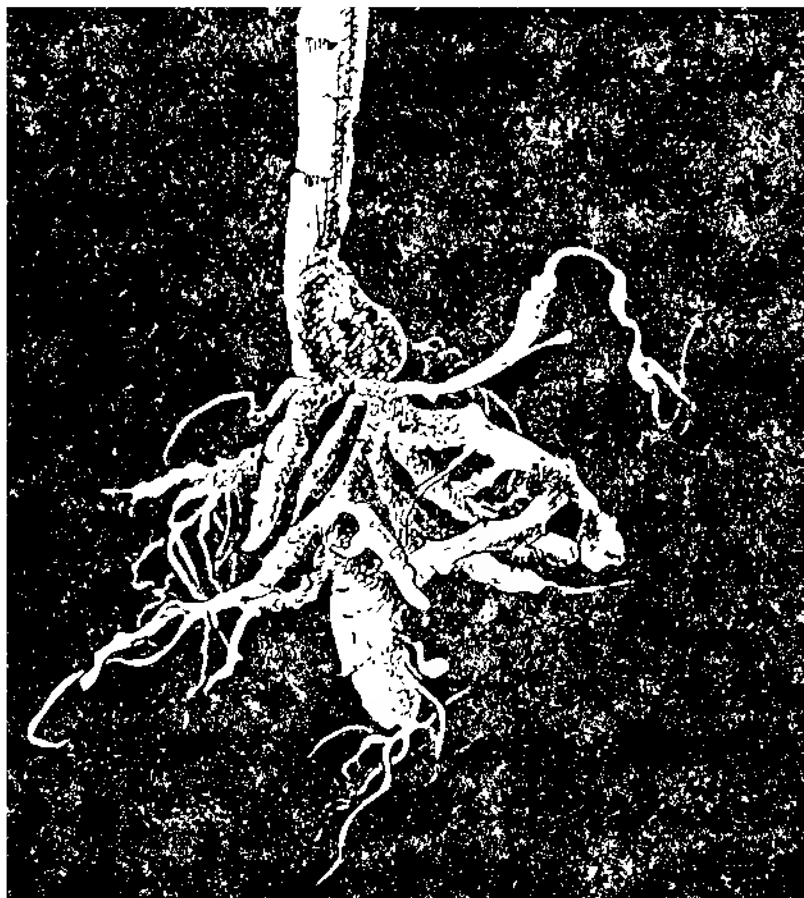


Рис. 85. Кила на корнях капусты.

В последнее время некоторые авторы (Gäumann, 1926, Fitzpatrick, 1930 и др.) возражают против первоначального мнения Воронина о принадлежности Plasmodiophora и близких к ней форм к миксомицетам и причисляют их к простейшим грибам, помещая среди Myxochytridiales. Причиной существующих в этом отношении разногласий нужно считать то, что несмотря на массу исследований, посвященных Plasmodiophora brassicae, она остается далеко еще не достаточно изученной (другие близкие к ней формы изучены еще меньше). Основным аргументом против миксомицетной природы Plasmodiophora выдвигается то, что ее плазмодий развит не типично. По мнению некоторых настоящего слияния амеб при его образовании не происходит, а если это и имеет место, то соединяются амебы, происшедшие из размножения одной первоначальной, а не так, как у настоящих миксомицетов, где сливаются в плазмодий амебы, берущие начало от разных спор.

Особенно темной остается внеклеточная жизнь Plasmodiophora. В частности существуют коренные разногласия даже относительно прорастания спор. Как было указано, по Воронину, спора Plasmodiophora дает, прорастая, одну одножгутиковую зооспору с амебообразным задним концом, весьма сходную в этих отношениях с зооспорами типичных миксомицетов. Позднейшие авторы давали не совсем согласное с этим описание как в отношении строения зооспор (некоторые отрицают их амебообразность), так и числа их, образующихся из одной споры (от одной до восьми у разных авторов); наконец, некоторые и совсем отрицают здесь существование жгутиконосной стадии, а считают, что споры превращаются целиком прямо в амебы, не сбрасывая, а лишь ослизняя свои оболочки. Также далеко не достаточно изучены и биология Plasmodiophora, и условия заражения ею питающего растения. Здесь достаточно твердо установлено, что заражению благоприятствует кислая реакция почвы, но как

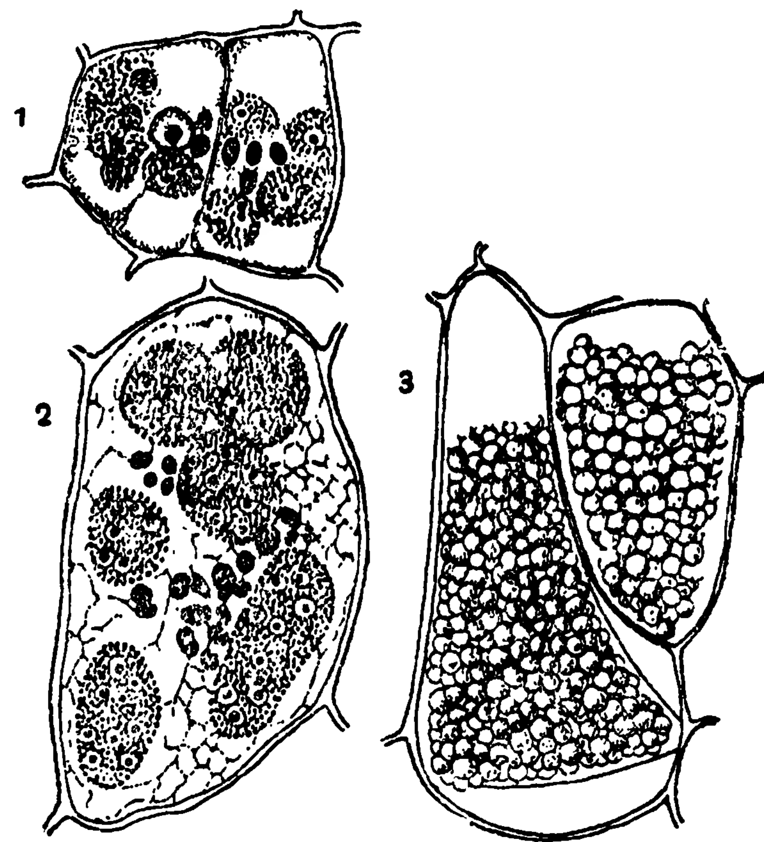


Рис. 86. Plasmodiophora brassicae: *1* — молодые одноядерные амебы в клетках килы, *2* — более взрослые многоядерные амебы, *3*—распадение на споры; в *1* видно ядро клетки хозяина.

[1] По мнению некоторых авторов (Kunkel 1918, Chupp, 1917) амебы могут переходить из клетки в клетку через перегородку (сквозь поры) и при этом размножаются. Согласно этим представлениям вся объемистая опухоль, весящая несколько сот граммов и содержащая миллионы клеток с Plasmodiophora, может быть результатом первоначальной инфекции одной единственной амебой.

и в каком виде паразит проникает в растение, об этом ясных данных не имеется.

В более развитых опухолях вместе с Plasmodiophora всегда присутствуют и бактерии; поэтому некоторыми авторами предполагается здесь наличие известного симбиоза, необходимого для развития Plasmodiophora и для образования опухоли (некоторые, как Потебня, склонны даже придавать бактериям первенствующее значение в этом последнем направлении). Однако опыты Федотовой (1928) показали, что заражение капусты плазмодиофорой удается и в стерильных условиях, без какого бы то ни было участия бактерий. Последние должны поэтому рассматриваться как случайные сопутствующие организмы.

Согласно исследованиям Jones (1928) споры Plasmodiophora (по его словам, он выделил ее в чистую культуру) дают, прорастая, от одного до восьми одножгутиковых телец, которые оказываются не просто зооспорами, а гаметами, так как попарно копулируют друг с другом и развиваются затем в амебы, каждая с одним диплоидным ядром. Эти последние уже и заражают растение. Если эти интересные наблюдения подтвердятся, то ими будет хорошо выяснен вопрос о смене здесь ядерных фаз. Дело в том, что наличие редукционного деления, описанного перед спорообразованием, необходимо заставляет признать, что где-то в цикле развития имеется и кариогамия. Однако самого процесса слияния ядер у Plasmodiophora с точностью установить не удавалось, и разные авторы приурочивали его к разным моментам развития. Если теперь принять данные Jones, то нужно притти к заключению, что у Plasmodiophora вся почти жизнь проходит в диплоидном состоянии, и при этом ее ядра размножаются, сохраняя диплоидное число хромозом. Такой цикл, насколько известно, не свойственен другим архимицетам, но типичен для миксомицетов. Ввиду этого положение Plasmodiophora остается неясным. Если нельзя отрицать у нее известных черт сходства с Myxochytridiales, с которыми ее сближает и сходный образ жизни, то, с другой стороны, существуют не менее важные моменты, которые указывают на близость с миксомицетами [1].

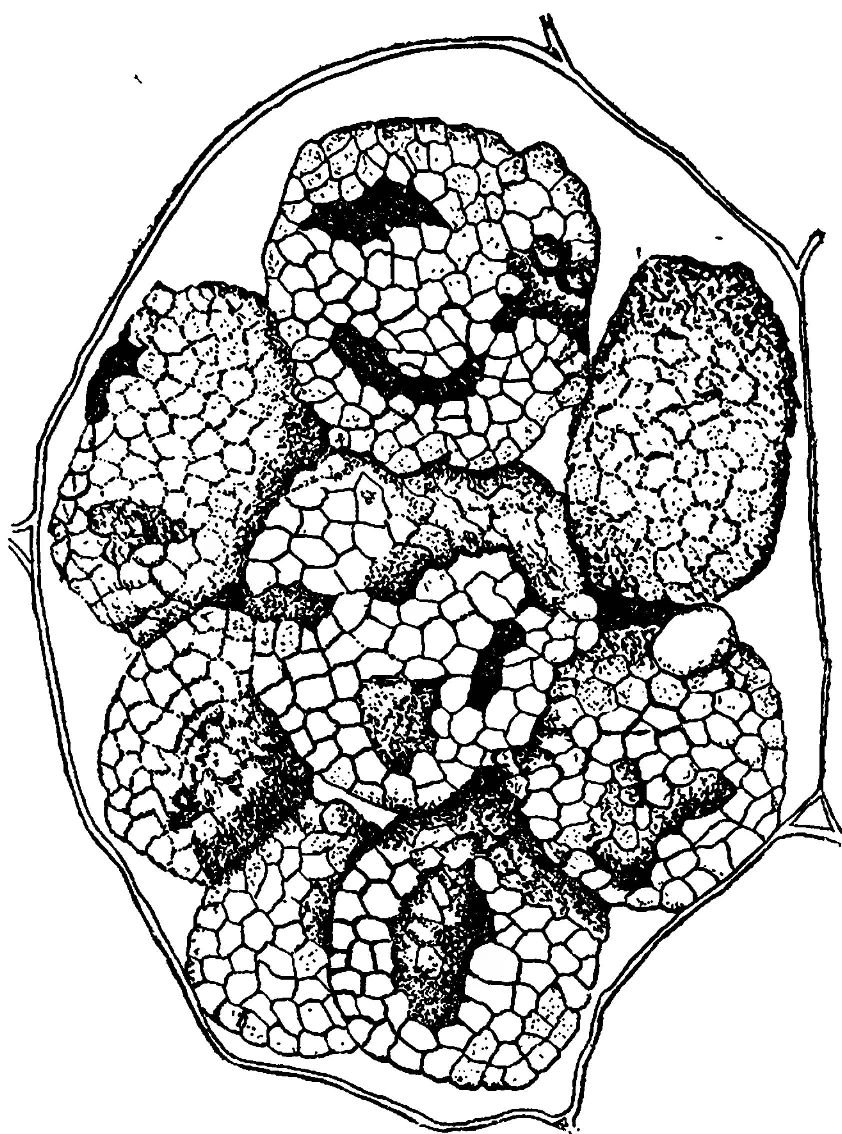


Рис. 87. Spongospora subterranea: споровые тела паразита в клетке клубня картофеля.

К Plasmodiophoraceae причисляются сейчас следующие главные формы:

1. Plasmodiophora (P. brassicae на различных крестоцветных). Характеризуется тем, что споры лежат свободно, не склеиваясь друг с другом.

2. Tetramyxa (T. parasitica на Ruppia) — споры склеиваются по четыре.

3. Sorosphaera (S. veronicae на листьях, стеблях и других органах Veronica) — споры склеены в полые шарообразные тела.

4. Spongospora (S. subterranea — на картофельных клубнях) — споры, образовавшиеся в одной клетке хозяина, склеиваются в несколько шаровидных тел губчатого строения (рис. 87).

Все названные формы вызывают образование опухолей, или галлов на пораженных частях растения. Отчасти исключением является Spongospora, возбудитель порошистой парши картофеля. Поражая молодые подземные сто-

[1] Помещая Plasmodiophoraceae среди Myxochytridiales, мы руководствуемся главным образом удобствами рассмотрения форм одинакового образа жизни.

лоны картофеля, она также вызывает на них образование опухолей; но в наиболее известном виде, на клубнях, она вызывает только появление поверхностных язвочек, на дне которых заметна темная порошистая масса (отсюда и название: порошистая парша). Эта масса состоит главным образом из клубочков, спор, освобождающихся из отмерших клеток хозяина.

Образ жизни и практическое значение миксохитридиевых

Почти все миксохитридиевые — паразиты, притом, повидимому, довольно специализированные. Правда, здесь иногда наблюдается довольно широкий выбор хозяев (например многие крестоцветные для Plasmodiophora); но все-таки общий образ жизни их в качестве внутриклетных паразитов, вегетирующих в виде голой протоплазменной массы, окруженной живой протоплазмой клетки хозяина, должен иметь в основе значительную приспособленность их именно к паразитным условиям. Ввиду этого попытки культуры их в сапрофитных условиях удаются с большим трудом. А такие попытки неоднократно делались, особенно для Plasmodiophora brassiceae, и некоторые авторы как будто имели здесь известный успех (например Jones), но все-таки полного цикла развития таким образом получено не было.

Среди представителей Myxochytridiales некоторые имеют большое практическое значение как паразиты культурных растений. Таковы: 1) Plasmodiophora brassicae, известная преимущественно как возбудитель килы капусты, но поражающая также и другие крестоцветные как культурные (репа, брюква и др.), так и дикие. Симптомы — опухоли на корнях, впоследствии загнивающие.

Капустная кила поражает как рассаду, так и более взрослые растения и ведет к их полной гибели, или в случае более позднего заражения — к недоразвитию кочана. Болезнь эта сильно распространена у нас от Ленинградской до Курской и Воронежской областей. Развитию ее способствует кислая реакция почвы, поэтому основной мерой борьбы с ней является известкование.

2. Synchytrium endobioticum вызывает рак картофельных клубней и как дальнейший результат — загнивание их. Эта болезнь очень широко распространена в Западной Европе и Северной Америке и является там положительно бичом картофельной культуры. У нас он представляет (с 1925 г.) предмет строжайшего внешнего карантина, благодаря которому наша страна осталась свободной от этого заболевания. Единственная возможная борьба с раком картофеля в областях его распространения — культура устойчивых сортов. Их уже сейчас выведено довольно много, и некоторые страны Западной Европы вступают уже на путь обязательной культуры только таких сортов. Таким образом весь сортовой состав картофеля в корне сменяется под угрозой этого паразита.

3. Spongospora subterranea вызывает порошистую паршу картофеля. Эта болезнь картофеля не имеет столь большого значения, как предыдущая. Она встречается и у нас, преимущественно в западных областях, и является предметом карантина как внешнего, так и внутреннего. От порошистой парши следует отличать обыкновенную или чешуйчатую, вызываемую некоторыми почвенными актиномицетами (некоторые виды Actinomyces). Она распространена повсеместно и в отличие от порошистой парши не передается с посевным материалом.

4. Olpidium brassicae вызывает заболевание капустной рассады, известное под именем черной ножки. Болезнь распространяется в парниках при их избыточном увлажнении.

Филогенез Myxochytridiales. К Myxochytridiales относятся наиболее примитивные организмы среди тех, которые могут быть причислены к грибам и которые вместе с тем показывают черты филогенетической близости к протистам (Flagellata, Rhizopoda). Некоторые авторы, как Сербинов, а за ним Гейман, даже совсем отрицают их грибную природу, придавая им значение самостоятельного типа низших организмов, известное сходство которого с грибами

(специально с Mycochytridiales) представляет только результат конвергенции, вызванной сходными условиями существования (внутриклеточный паразитизм на растениях). Мы не идем здесь так далеко и допускаем известную филогенетическую близость миксохитридиевых с грибами (см. стр. 167). Что касается филогенетических отношений между отдельными группами в пределах Myxochytridiales, то и здесь весьма многое неясно. Довольно ясны родственные связи между Olpidiaceae и Synchytriaceae, которые вообще занимают центральное положение и обнаруживают наиболее выраженную грибную природу. Менее ясно положение Woroninaceae, резко отличающихся строением своих двужгутиковых, асимметричных зооспор. Такой тип зооспор не встречается среди Mycochytridiales, с которыми, по нашим представлениям, возможно связываются центральные группы Olpidiaceae и Synchytriaceae, но, с другой стороны, такие же двужгутиковые зооспоры повторяются у большинства оомицетов. Что касается, наконец, Plasmodiophoraceae, то по всей своей организации и циклу развития они наиболее отклоняются от остальных Myxochytridiales, показывая черты близости к миксомицетам. Таким образом, возможно, что Myxochytridiales представляет сборную по своему происхождению группу, которая, однако, может быть помещена в основание типа грибов, так как от нее можно вывести более типично и высоко организованные группы их.

2. ПОРЯДОК MYCOCHYTRIDIALES

К этому порядку относятся более 200 видов, преимущественно паразитов на водорослях, изредка на низших водных животных. Представители семейства Cladochytriaceae часто паразитируют на высших наземных растениях. Наконец, отдельные формы встречаются и в сапрофитных условиях на разлагающихся в воде растительных остатках.

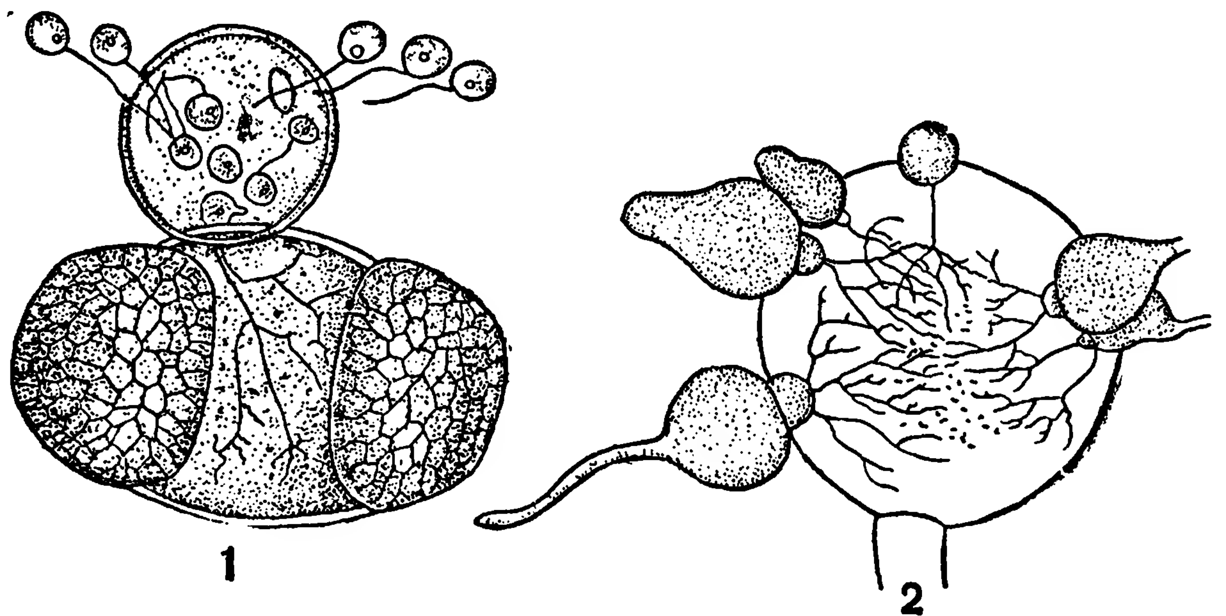


Рис. 88. *1* — Rhizophidium pollinis на пыльце сосны, *2* — Rhizidiomyces apophysatus на оогонии Saprolegnia.

Размножение Mycochytridiales осуществляется зооспорами такого же строения, как и у Olpidiaceae; они образуются в таких же зооспорангиях, причем обыкновенно также различаются зооспорангии, прорастающие немедленно, и покоящиеся спорангии; последние у некоторых форм возникают в результате полового процесса, который, однако, в отличие от Olpidiaceae представлен не копуляцией планогамет, а, поскольку это до сих пор выяснено, хологамией, т. е. слиянием двух вегетативных тел (аналогично тому, что имеется у Olpidiopsis из Woroninaceae) [1]. Резким отличием от Myxochytridiales является здесь то, что вегетативное тело одето с самого начала прорастания зооспоры оболочкой.

Вегетативное тело у простейших Mycochytridiales — одноядерное, состоит из центральной округлой клетки, содержащей клеточное ядро и развивающейся позднее в зооспорангий, и отходящих от нее тончайших ризоидоподобных отростков (последние иногда едва намечаются). Эти ризоиды, или мицелий, собственных ядер не содержат. У одних представителей Mycochytridiales тело полностью интраматрикальное, т. е. как центральная клетка и развивающийся из нее зооспорангий, так и мицелий помещаются внутри клетки хозяина (например Entophlyctis, рис. 89); у других спорангий экстраматрикальный, т. е. помещается на поверхности клетки, и интраматрикальным ока-

[1] Имеются некоторые недостаточно еще проверенные указания на возможность здесь и копуляции зооспор (планогамет), например у Physoderma maculare.

зывается только мицелий (например Rhizophidium, рис. 88, *1*); у третьих, как у Chytridium, покоящийся спорангий развивается интраматрикально, а обычный — экстраматрикально (рис. 90). У более развитых форм, которые, не ограничиваясь поражением одной клетки, захватывают их несколько, нередко и значительная часть мицелия оказывается экстраматрикальной, и только конечные разветвления его внедряются в поражаемые клетки (Polyphagus, Sporophlyctis, рис. 91, 92).

У высших Myxochytridiales наблюдается более значительное разрастание вегетативного тела, которое делается многоядерным и даже многоклеточным и развивает несколько спорангиев. Однако большей частью и здесь каждый участок его состоит из центральной части, так называемой собирательной клетки, содержащей ядро и развивающей позднее зооспорангий, и отходящих от нее тонких отростков, не содержащих клеточных ядер. Среди этих высших форм (семейство Cladochytriaceae) встречаются и водные и наземные (последние как паразиты высших растений). Из них первые иногда имеют в значительной степени экстраматрикальный мицелий, вторые же соответственно их сухопутному образу жизни обыкновенно полностью погружены в ткань питающего растения.

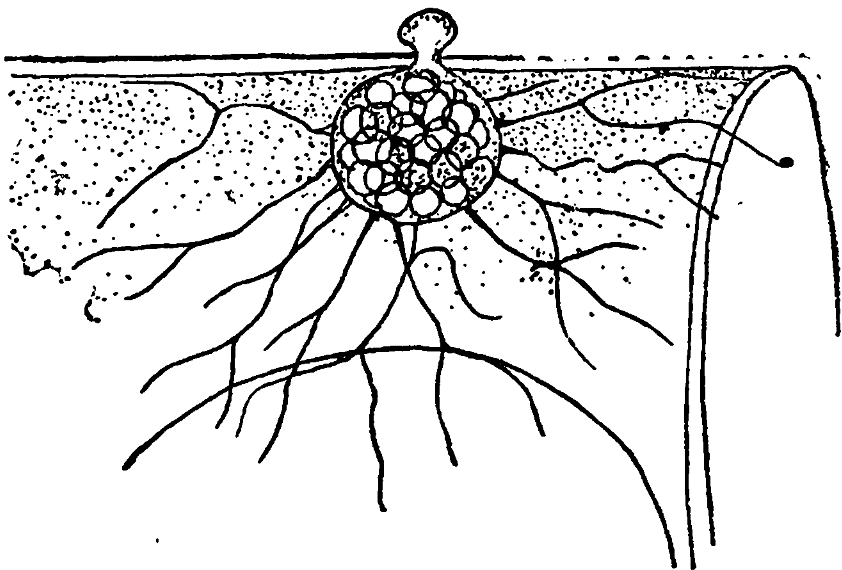


Рис. 89. Entophlyctis bulligera в клетке Spirogyra.

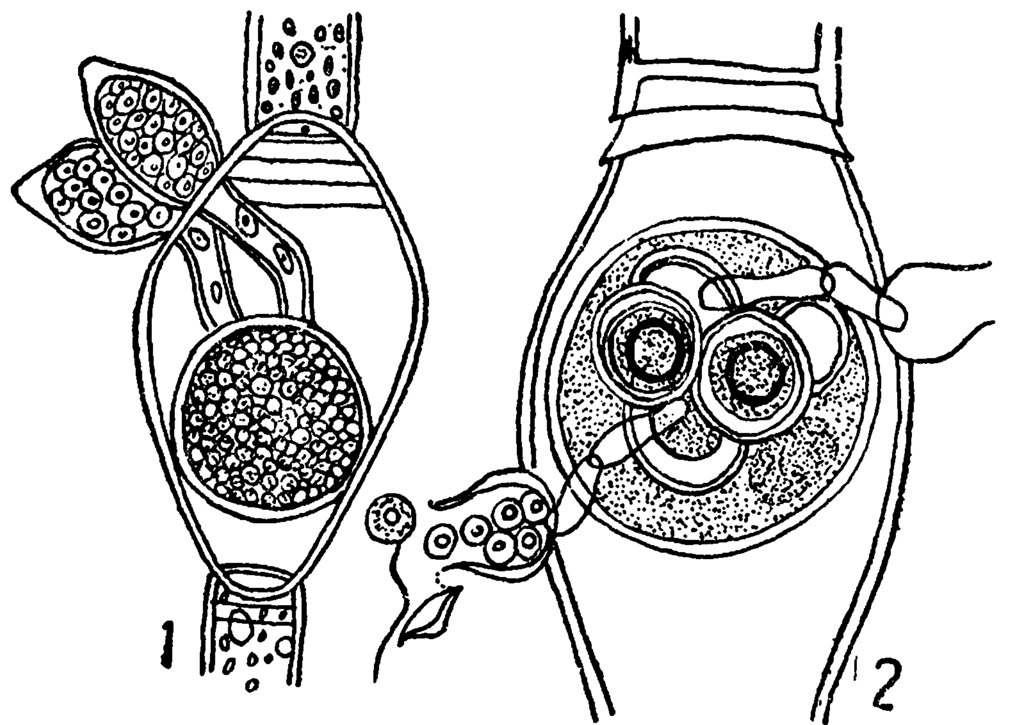


Рис. 90. Chytridium olla на оогониях Oedogonium; *1* — зооспорангии; *2*—покоящиеся интраматрикальные спорангии и открывающийся крышечкой зооспорангий.

Mycochytridiales могут быть разделены на следующие семейства.

1. Семейство Rhizidiaceae. В вегетативном состоянии одноядерные, с мало развитым мицелием, холокарпические, т. е. такие, которые образуют только один спорангий, на образование которого идет все содержимое вегетативного тела.

2. Семейство Cladochytriaceae. В вегетативном состоянии многоядерные, с довольно развитым мицелием, эукарпические, т. е. такие, которые образуют обыкновенно на своем мицелии несколько спорангиев, или во всяком случае на образование его идет не все вегетативное тело.

3. Семейство Hyphochytriaceae. Как и предыдущее семейство, вероятно, многоядерные эукарпические формы. Отличаются своим сильно развитым экстраматрикальным мицелием, диференцированным на главную ось и ризоидоподобные разветвления у ее основания. На главной оси развивается эукарпически крупный зооспорангий.

1. **Сем. Rhizidiaceae.** Чтобы получить более ясное представление об этом обширном и довольно разнообразном в подробностях семействе, необходимо ознакомиться с несколькими реальными примерами.

Rhizophidium. Ряд видов этого рода паразитирует на различных водорослях. Rh. pollinis часто встречается у нас на плавающей в воде пыльце сосны (т. е. в сапрофитных по существу условиях). Зооспора его садится на поверхность пылинки, одевается оболочкой и пускает внутрь тончайшие разветвляющиеся отростки. Питаясь посредством их содержимым пыльцы, поверхностная клетка, бывшая зооспора, увеличивается в размерах, делается многоядер-

ной и развивается в зооспорангий (рис. 88, *1*). Образовавшиеся в нем в значительном числе зооспоры выходят наружу через несколько отверстий, получающихся в стенке спорангия, и поражают новые пылинки. Кроме того, Rh. pollinis может развивать покоящиеся спорангии с особо толстой оболочкой. Они также сидят на поверхности пылинки и имеют ризоиды, внедряющиеся внутрь ее.

Rhizidiomyces. Наиболее известен представитель, Rh. apophysatus, паразитирующий на оогониях сапролегниевых. Здесь таким же образом развивается поверхностный зооспорангий, оттянутый сверху в довольно длинную шейку. От основания спорангия внутрь оогония отходит пузыревидный вырост, или апофиза, а от нее тончайшие разветвленные нити мицелия, как и у других Rhizidiaceae, не содержащие ядер (рис. 88,*2*).

К тому же кругу форм относится Zygorhizidium Willei, паразитирующий на водоросли Cylindrocystis. Здесь также из зооспоры, осевшей на поверхности

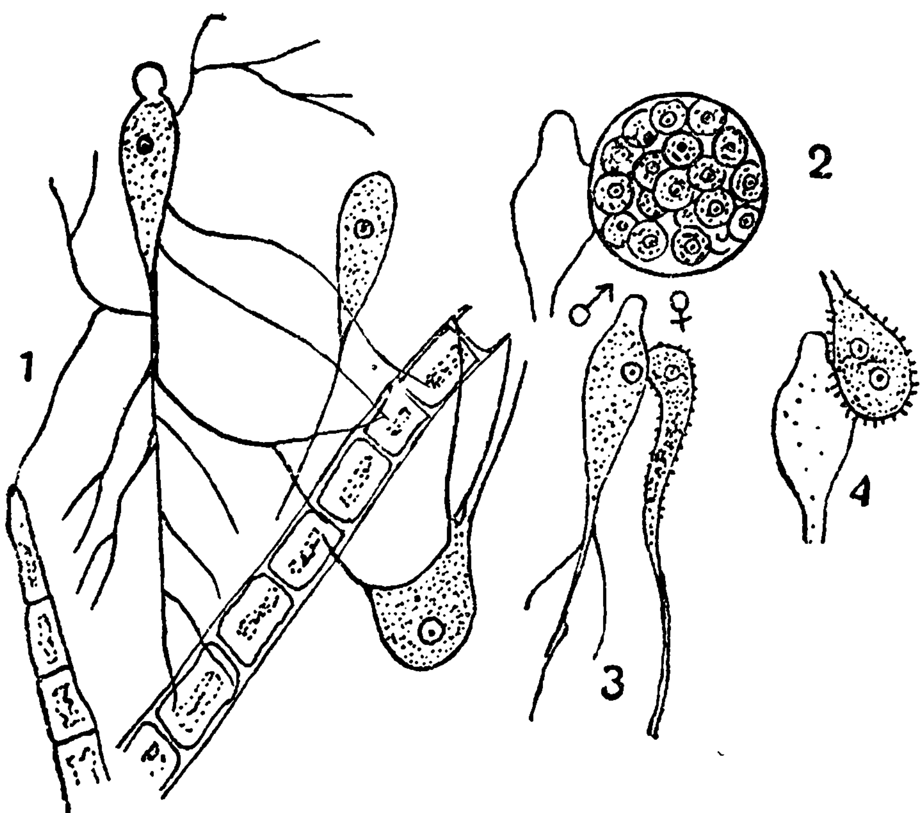


Рис. 91. Sporophlyctis rostrata: *1* — молодые особи на водоросли Draparnaldia; *2* — образование спорангия; 3 — половой процесс; *4* — покоящаяся циста.

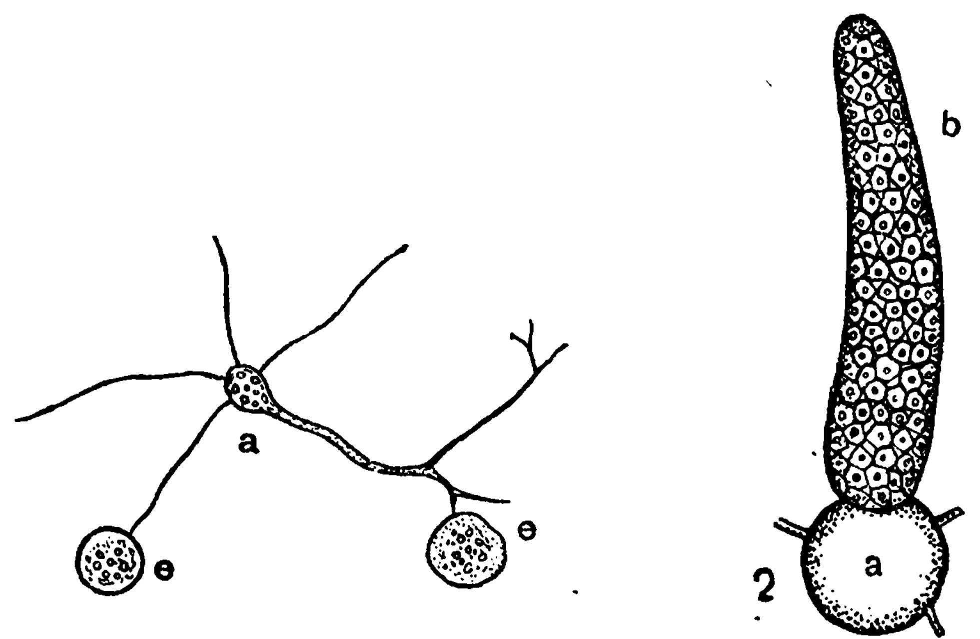


Рис. 92. Polyphagus euglenae: *1* — молодая особь, *a* — центральная часть ее, *e* — Euglena; *2* — развитие зооспорангия *(b)* из центральной части *(a)*.

клетки хозяина, развивается экстраматрикальный спорангий, первое время одноядерный, но затем перед образованием зооспор делающийся многоядерным. При прорастании он открывается крышечкой. У основания спорангия также имеется интраматрикальная апофиза, а от нее отходят тонкие нити довольно слабо развитого мицелия. У Zygorhizidium известен половой акт, выражающийся в том, что одна, обыкновено более мелкая, особь (мужская) дает отросток, прикладывающийся к другой, более крупной (женской), и через растворение оболочки на месте соприкосновения содержимое меньшей, мужской, особи переливается в бóльшую, женскую. Первоначально здесь обнаруживаются два ядра, соответственно мужское и женское, которые затем, вероятно, сливаются. Зигота одевается толстой оболочкой и превращается в покоящуюся спору. Прорастание ее неизвестно, но, вероятно, оно происходит, как и у обычного спорангия, образованием зооспор (при этом здесь нужно ожидать редукционное деление диплоидного копуляционного ядра).

Другой круг форм характеризуется тем, что и зооспорангии развиваются интраматрикально. Примером их может служить Entophlyctis bulligera, паразитирующая на Spirogyra, специально на клетках ее, содержащих зиготы. Зооспора этого паразита садится на клетку спирогиры и, одевшись оболочкой, прорастает сквозь стенку клетки хозяина и вздувается там в пузырь, который можно сравнить с апофизой Rhizidiomyces, так как от него отходят многочисленные тонкие нити мицелия, внедряющиеся в самую зиготу (рис. 89). Однако этот пузырь имеет здесь функцию зооспорангия, а первоначальная зооспора остается в виде маленькой пуговки на поверхности клетки Spirogyra.

Через ее ослизнение зооспоры, образовавшиеся в интраматрикальном зооспорангии (указанном пузыре), выходят наружу.

Роды Chytridium и Dangeardia, паразитирующие на зеленых водорослях, особенно характеризуются тем, что их обычные зооспорангии экстраматрикальны, а покоящиеся спорангии интраматрикальны. У Chytridium olla, паразитирующего на оогониях Oedogonium, от основания спорангия отходит неветвящийся цилиндрический вырост, как бы рукоятка, которая пробивает стенку оогония и, внедряясь в ооспору, служит органом питания, т. е. соответствует здесь мицелию или ризоидам других форм, хотя и отличается своим строением. Покоящийся спорангий образуется внутри ооспоры и, прорастая, дает шейку, выходящую наружу и здесь вздувающуюся в спорангий, который (как и обычный спорангий) открывается характерно устроенной крышечкой с выдающимся наружу утолщением, как бы пуговкой, по середине (рис.90).

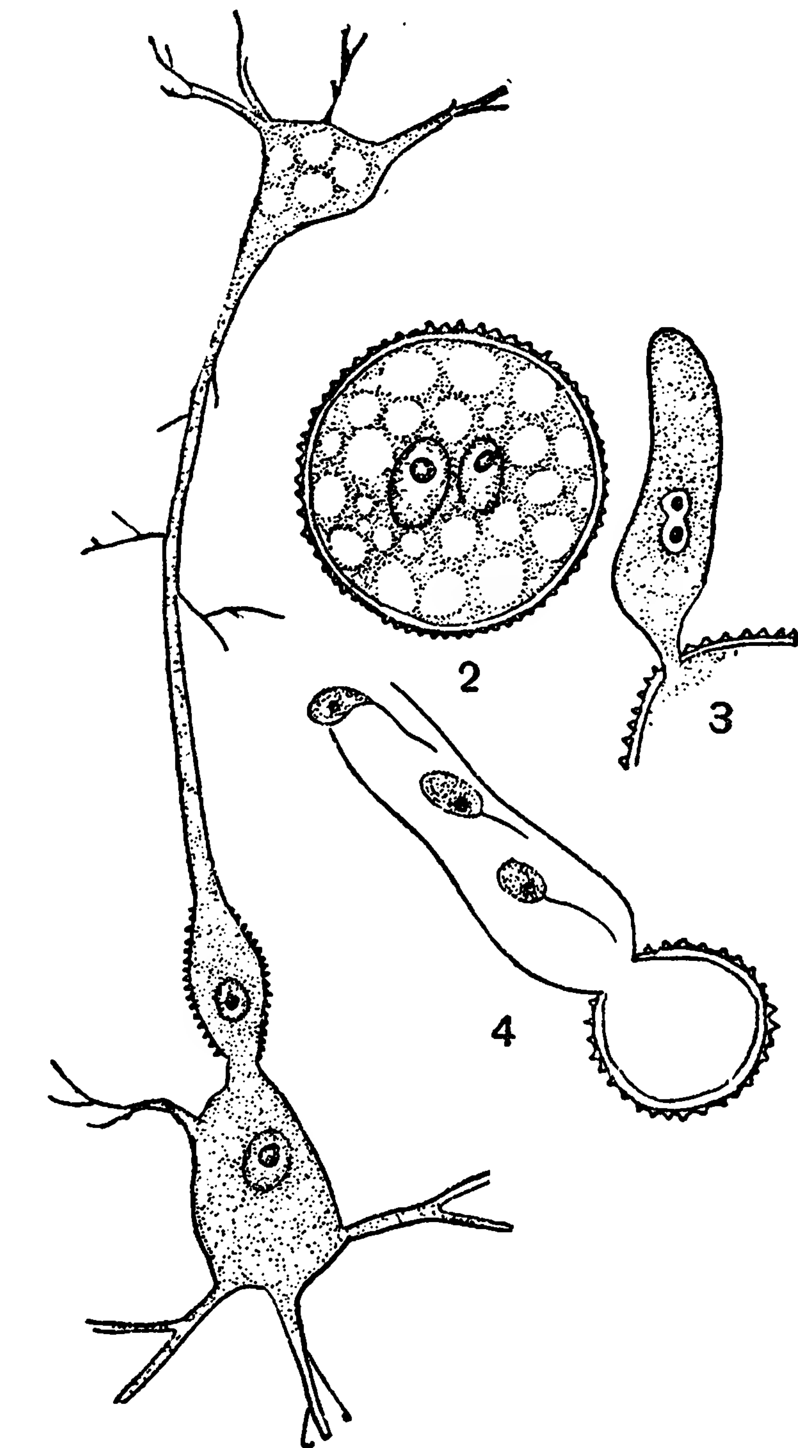


Рис. 93. Polyphagus euglenae: *1* — копуляция; *2* — зигота; *3* — начало ее прорастания и слияние ядер, *4* — почти опорожненный зооспорангий (и пустая зигота).

Наконец, последний, подлежащий нашему рассмотрению, круг форм семейства Rhizidiaceae отличается своим более развитым мицелием, в значительной части экстраматрикальным и могущим захватывать своими конечными разветвлениями несколько клеток. Как примеры здесь можно взять Sporophlyctis и Polyphagus. Sporophlyctis rostrata развивается на Draparnaldia и близких зеленых водорослях. Зооспора этого гриба останавливается в слизи, окружающей водоросль, одевается оболочкой и дает с одного конца тонкие ветвящиеся нити, которые конечными разветвлениями достигают клеток хозяина и внедряются в них (рис. 91, *1*). Тем временем центральная пузыревидная часть (бывшая зооспора) увеличивается в размерах и, в конце концов, подготовляясь к образованию новых зооспор, делается многоядерной. Однако она сама не превращается в зооспорангий, а сбоку на ней образуется пузыревидный боковой вырост, куда перетекает содержимое центральной клетки и там распадается на споры, лишенные ресничек (рис. 91, *2*). При образовании покоящихся спор происходит слияние двух особей, причем содержимое из одной центральной клетки (бывшей зооспоры) переходит в другую. В ней заметны первое время два клеточных ядра (соответственно ♀ и ♂), которые затем, вероятно, сливаются (рис. 91, *3*, *4*). Одеваясь толстой шиповатой оболочкой, зигота переходит в состояние покоя. Прорастание ее неизвестно.

Polyphagus euglenae паразитирует на эвгленах, когда они находятся в неподвижном состоянии. Очень крупная одножгутиковая зооспора его останавливается, одевается оболочкой и пускает во все стороны нитевидные отростки, которые ветвятся и концами своими внедряются в окружающие клетки эвглен (рис. 92, *1*). Центральная часть паразита — бывшая зооспора — содержит крупное клеточное ядро. Затем на ее поверхности образуется мешковидный вырост— будущий спорангий, куда переходит ее содержимое. Первоначальное ядро многократно митотически делится здесь, и, в конце концов, содержимое спорангия распадается на многочисленные зооспоры (рис. 92, *2*). При недостатке питания наступает половой процесс. При этом из центральной части одного экземпляра, который можно назвать мужским, образуется длинный нитевид-

ный вырост по направлению к другому — женскому. Достигнув этого последнего, он вздувается на конце, и сюда переходит содержимое мужского экземпляра. Вследствие растворения отделяющей перегородки сюда же переходит затем и содержимое женского экземпляра. Зигота разрастается еще, одевается многослойной оболочкой и переходит в состояние покоя (рис. 93, *1*, *2*). Ее два ядра (♀ и ♂) при этом не сливаются. Кариогамия имеет место только при прорастании зиготы, что́ происходит, как и в случае бесполого размножения, путем образования мешковидного выроста — зооспорангия; в него переходит содержимое зиготы, и здесь оба ядра, наконец, сливаются; копуляционное ядро делится затем многократно, причем, вероятно, первое деление носит редукционный характер (рис. 93, *3*, *4*). Таким образом, у этого наилучше изученного представителя Rhizidiaceae (а судя по нему, вероятно, и вообще у Mycochytridiales) цикл развития в цитологическом отношении в общем весьма сходен с тем, что имеет место у Olpidium viciae. Существенным отличием, конечно, является форма полового процесса, представленного здесь хологамией, а не копуляцией планогамет, как у Olpidium.

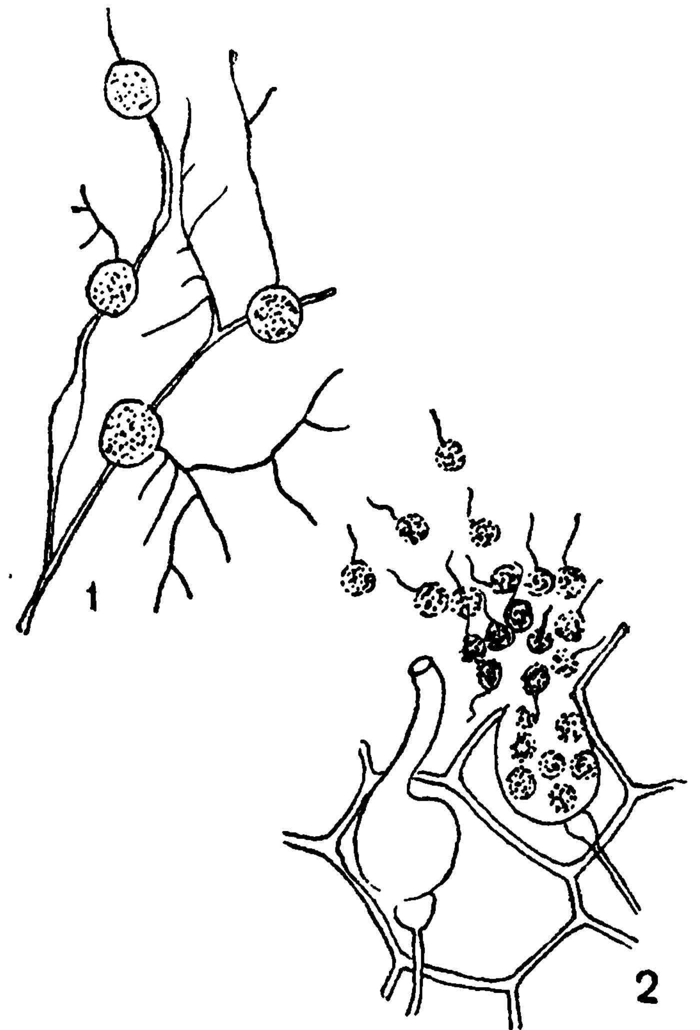
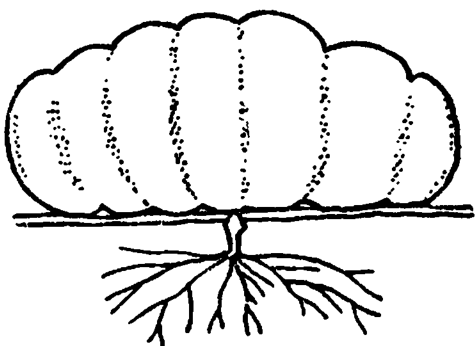


Рис. 94. Cladochytrium tenue: *1*— мицелий с собирательными интеркалярными клетками, *2*—прорастание зооспорангия.

2. Семейство Cladochytriaceae. Сюда относятся эукарпические формы с более развитым мицелием. На протяжении тонких гиф его образуются местные вздутия, так называемые собирательные клетки, которые дают начало спорангиям или покоящимся цистам. Большинство — паразиты высших растений.

Cladochytrium tenue паразитирует на водных и болотных растениях (Alisma, Iris, Glyceria и др.). Мицелий вполне интраматрикальный и распространяется через несколько клеток хозяина. Его собирательные клетки, расположенные интеркалярно на протяжении гиф, развиваются в довольно крупные тонкостенные спорангии, прорастающие без периода покоя, развивая выводящие трубки, которые высовываются наружу (рис. 94). Зооспоры обычного строения выходят через их ослизненную верхушку. Покоящиеся цисты у данной формы, как и вообще у рода Cladochytrium, неизвестны.


Рис. 95. Physoderma — экстраматрикальный спорангий.

К Cladochytrium довольно близко стоит род Physoderma, многочисленные виды которого паразитируют на болотных и некоторые на сухопутных растениях. В качестве органов размножения здесь известны преимущественно покоящиеся толстостенные цисты, развивающиеся интраматрикально на таком же вполне интраматрикальном мицелии, похожем на мицелий Cladochytrium. У Physoderma maculare на Alisma (иначе называемый Cladochytrium alismatis)известны и тонкостенные немедленно прорастающие зооспорангии. Они развиваются по одному на особом мицелии, внедряющемся в эпидермальную клетку погруженных в воду листьев хозяина, и сидят экстраматрикально, имея вид крупных приплюснутых тел с ребристыми боковыми контурами (рис. 95). После опорожнения такого спорангия в его пустую оболочку врастает снизу новый, развивающийся из того же мицелия, и так повторяется многократно. На воздушных листьях хозяина развивается более обширный, идущий через несколько клеток и более глубоко погруженный в ткань мицелий. На нем из собирательных клеток образуются толстостенные цисты. Они прорастают после

периода покоя, превращаясь каждая в зооспорангий. У других видов Physoderma известны только покоящиеся цисты.

Из них специально можно рассмотреть паразита на кукурузе, Physoderma zeae, недавно обнаруженную в СССР (в районе Поти) и более подробно изученную у нас в лаборатории.

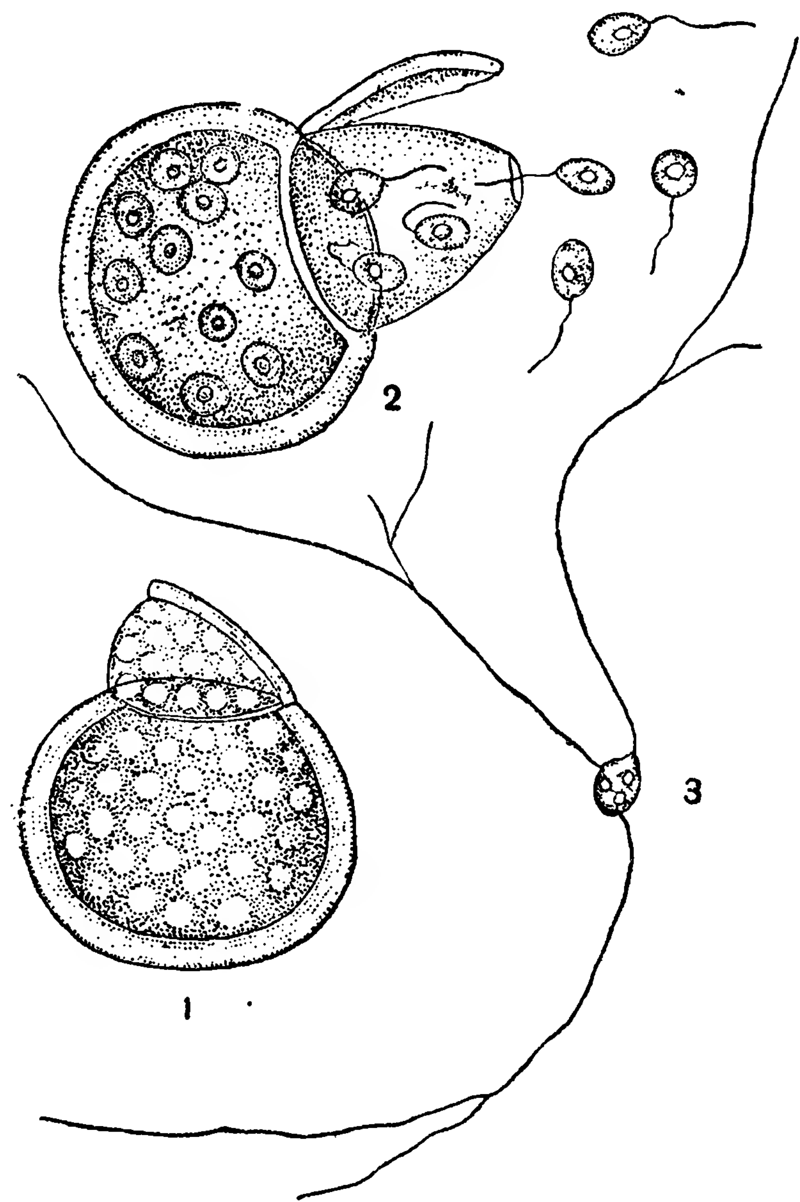


Рис. 96. Physoderma zeae. Прорастание цисты (*1* и *2*) и развитие мицелия из зооспоры (*3*).

Цисты этого паразита одеты толстой желтоватой оболочкой и могут долго, не теряя всхожести, храниться в сухом состоянии. В капле воды при несколько повышенной температуре (25—30°) они прорастают. При этом от увеличивающегося тургорного давления наружная толстая оболочка (экзоспорий) разрывается кольцевой трещиной, и отделившаяся часть отпадает в виде крышечки. Внутренняя бесцветная оболочка (эндоспорий) растягивается при этом, высовываясь через образовавшееся окошечко в виде сосочка (рис. 96, *1*). Затем внутреннее содержимое цисты распадается на многочисленные одножгутиковые зооспоры, которые и выходят наружу через узкое отверстие на вершине сосочка эндоспория (рис. 96, *2*). После периода активного движения зооспоры в той же капле воды могут прорастать в небольшой мицелий, сложенный из тончайших нитей (рис. 96, *3*). Дальнейшее развитие Phyzoderma было прослежено на кукурузе. Цисты паразита, занесенные в пазухи листьев растения, таким же образом прорастают в скопляющихся там каплях воды и выходящие из них зооспоры развивают мицелий, нити которого проникают в паренхимные клетки прилежащих частей листа или стебля кукурузы. Там в протоплазме хозяина они обильно разрастаются и проникают из одной клетки в другую, прободая отделяющие их клеточные стенки (рис. 97). Вместе с этим

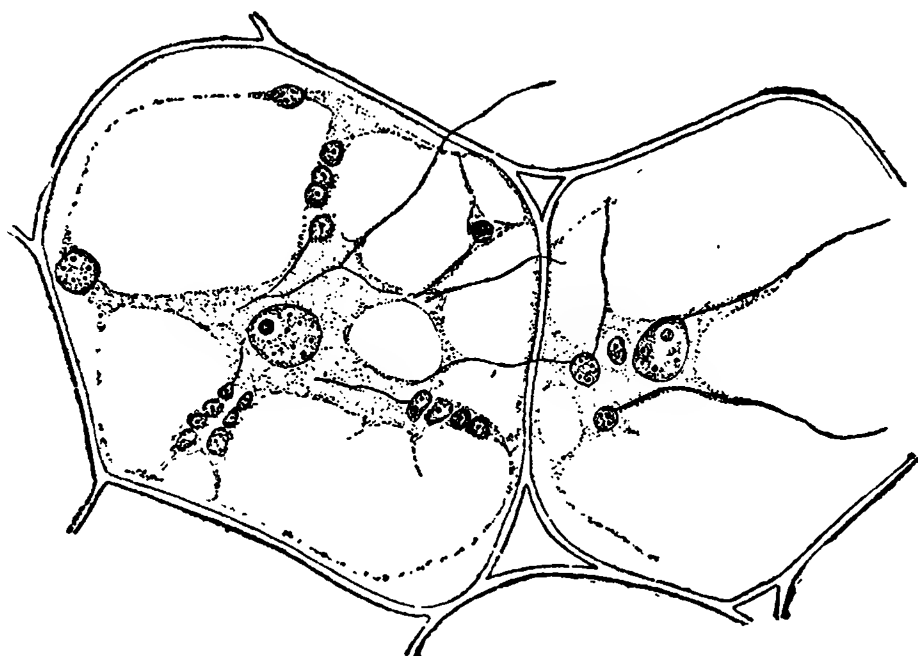


Рис. 97. Physoderma zeae. Молодое заражение в клетках кукурузы. На нитях гриба уже образовались одноядерные собирательные клетки.

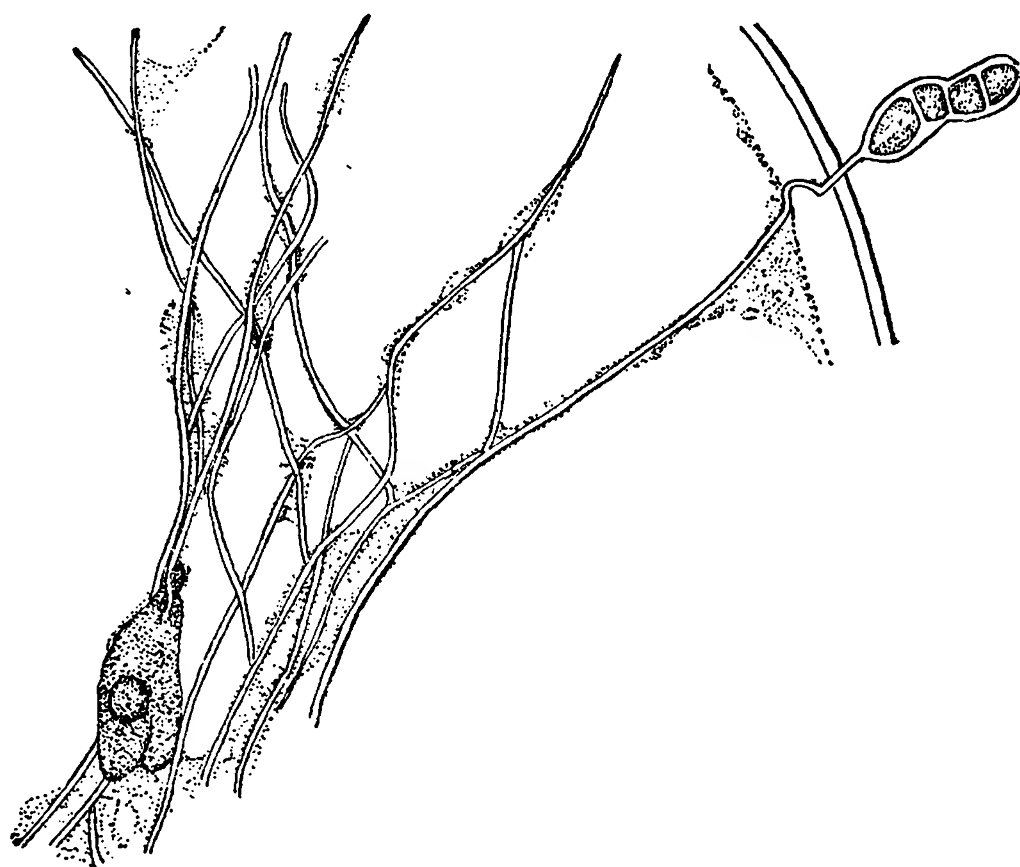
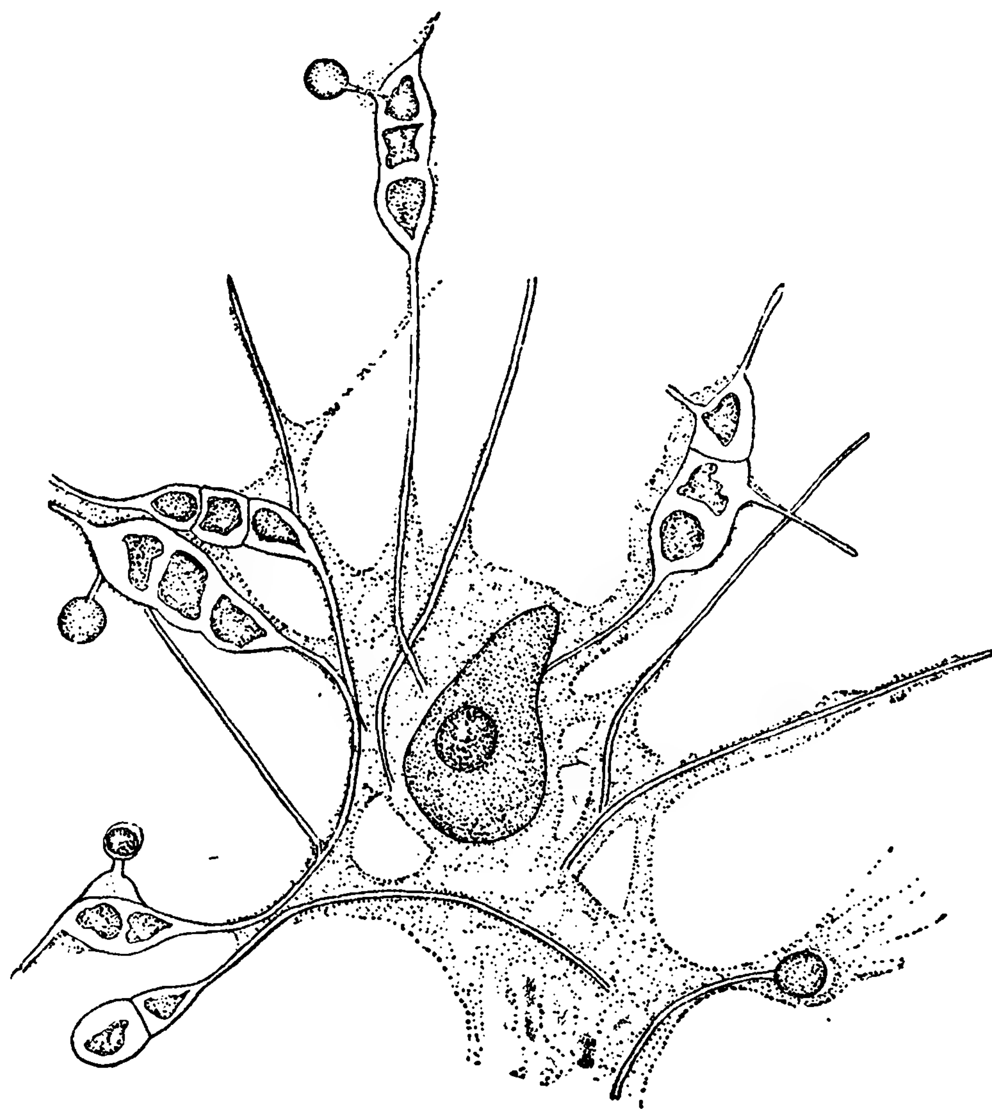


Рис. 98 Physoderma zeae. Более старое заражение.

наблюдается значительная гипертрофия клеточных ядер пораженных клеток и более обильное скопление в клетках протоплазмы, которая тянется за гифами паразита, даже когда они в своем росте пересекают более

крупные вакуоли (рис. 98). Первоначально нити мицелия равномерно тонки, но вскоре там и сям на них появляются расширения, содержащие каждое первоначально по одному ядру. Это собирательные клетки мицелия. Они вытягиваются и делятся на 3—4 одноядерные клетки, расположенные друг за другом по протяжению нити. Каждая из них затем может прорастать в новую тонкую нить. При этом одни из них растут неограниченно дальше, представляя ветви вегетативного мицелия, а другие вскоре образуют на конце вздутие, развивающееся в цисту (рис. 99). Такое вздутие обыкновенно уже с самого начала содержит по нескольку ядер, а затем число их еще увеличивается, так что сформированная циста содержит уже несколько десятков ядер (рис. 100). По мере развития цист нити мицелия паразита резорбируются, а вместе с тем постепенно исчезает и собственное живое содержимое пораженной клетки, очевидно потребляемое паразитом при формировании цист. Таким образом, в конце концов, в клетках хозяина находятся только многочисленные желтые цисты паразита. Ввиду указанного разрастания его мицелия такие пораженные клетки расположены группами, заметными невооруженному глазу в виде бурых пятен на листьях и стеблях. После разрушения пораженной отмершей ткани, цисты освобождаются и большею частью на следующий год дают такое же новое заражение кукурузы, обыкновенно незадолго до выметывания ею мужских метелок.


Рис. 99. Physoderma zeae. Прорастание собирательных клеток.

Наконец, род Urophlyctis представляет наиболее сложное и своеобразное строение среди Cladochytriaceae. Наилучше изучен здесь Ur. alfalfae, паразитирующий в Северной Америке на Medicago, главным образом на M. sativa, вызывая на ней галлоподобные разрастания. Зооспора, осевши на поверхность хозяина, развивает нить, внедряющуюся в клетку эпидермиса и вздувающуюся там на конце в многоядерную собирательную клетку. В ней затем появляются косые перегородки, отчленяющие несколько поверхностно расположенных одноядерных клеток, которые затем прорастают каждая в такую же нить, проходящую в следующую глубже лежащую клетку; здесь они также вздуваются на конце в многоядерный пузырь, и из него образуются новые ветви. В результате получается своеобразный многоклетный мицелий, захватывающий известный участок ткани, гипертрофирующейся под его влиянием (рис. 101, *1*). На нем образуются покоящиеся цисты таким образом, что из центральных многоядерных участков собирательных клеток образуются выросты, также вздувающиеся на конце

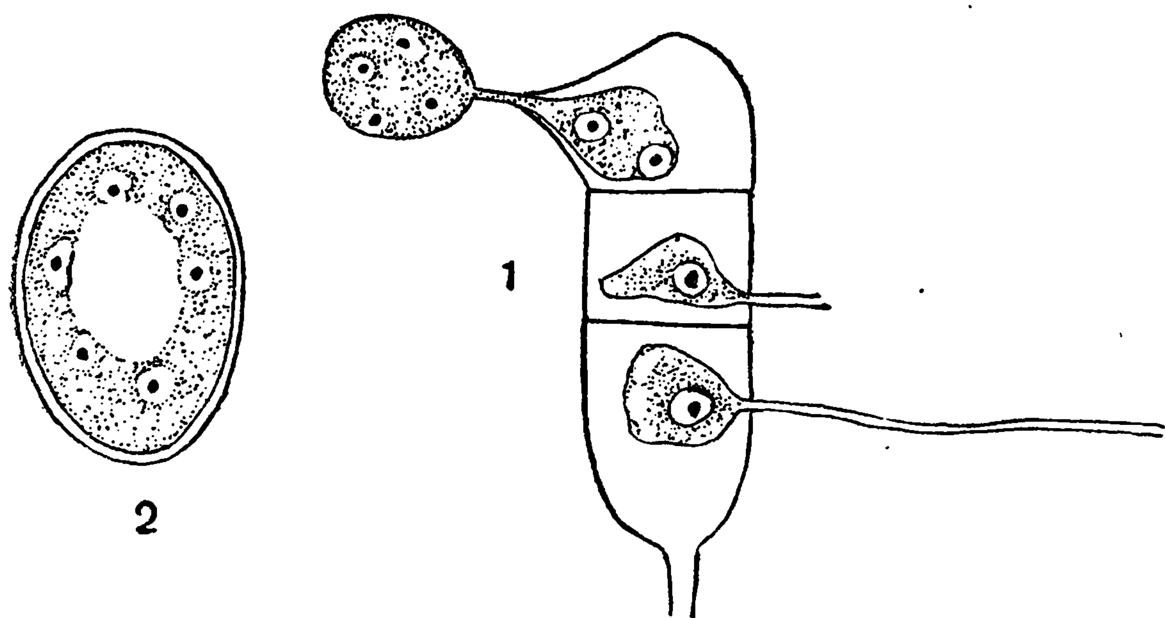


Рис. 100. Physoderma zeae. *1* — прорастание собирательных клеток, вправо вегетативно, влево образованием цисты; *2* — более развитая циста.

в пузырь и развивающие венец ветвящихся гаусторий (рис. 101, 2). Впоследствии гаустории обваливаются, а пузырь, получивший утолщенную оболочку, превращается в цисту. При прорастании она, как у Synchytrium, дает несколько спорангиев, развивающих зооспоры. Из других видов Urophlyctis можно указать: U. trifolii на клевере, U. leproides на свекле и др.

3. **Семейство Hyphochytriaceae.** Наиболее изученным представителем является здесь Macrochytrium botrydioides (рис. 102), живущий сапрофитно на гниющих в воде плодах. Преимущественно экстраматрикальный мицелий его диференцирован на короткую центральную ось и систему ветвящихся ризоидов, отходящих от ее основания. На оси развивается короткая боковая ветвь, берущая начало из небольшой клетки, отделенной от остальной полости косой изогнутой перегородкой, как у Urophlyctis. Эта боковая ветка при своем дальнейшем развитии сдвигает в сторону верхушку главной оси, а сама, вздуваясь на конце, развивает здесь зооспорангий, достигающий совершенно необычных для хитридиевых размеров — до 900 μ в длину и 750 μ в ширину. Его оболочка открывается крышечкой, а одножгутиковые зооспоры выходят наружу, сначала одетые общим пузырем, который затем разрывается.

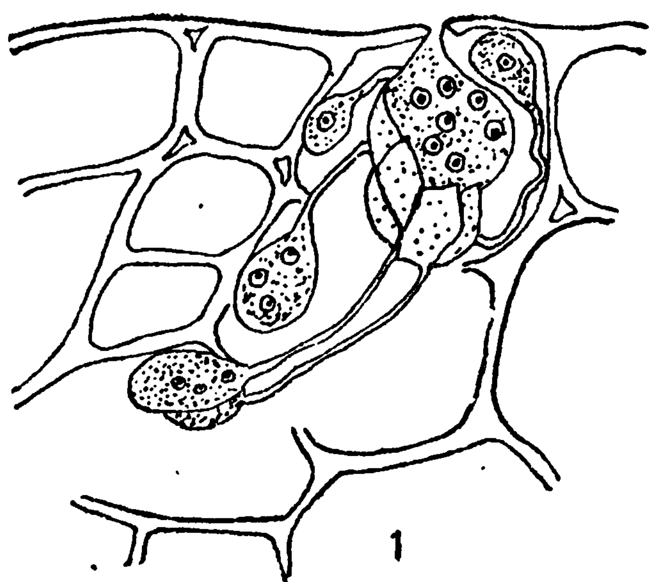


Рис. 101. Urophlyctis alfalfae: *1* — начало разрастания в ткани хозяина; *2*—начало развития цисты из выроста собирательной клетки.

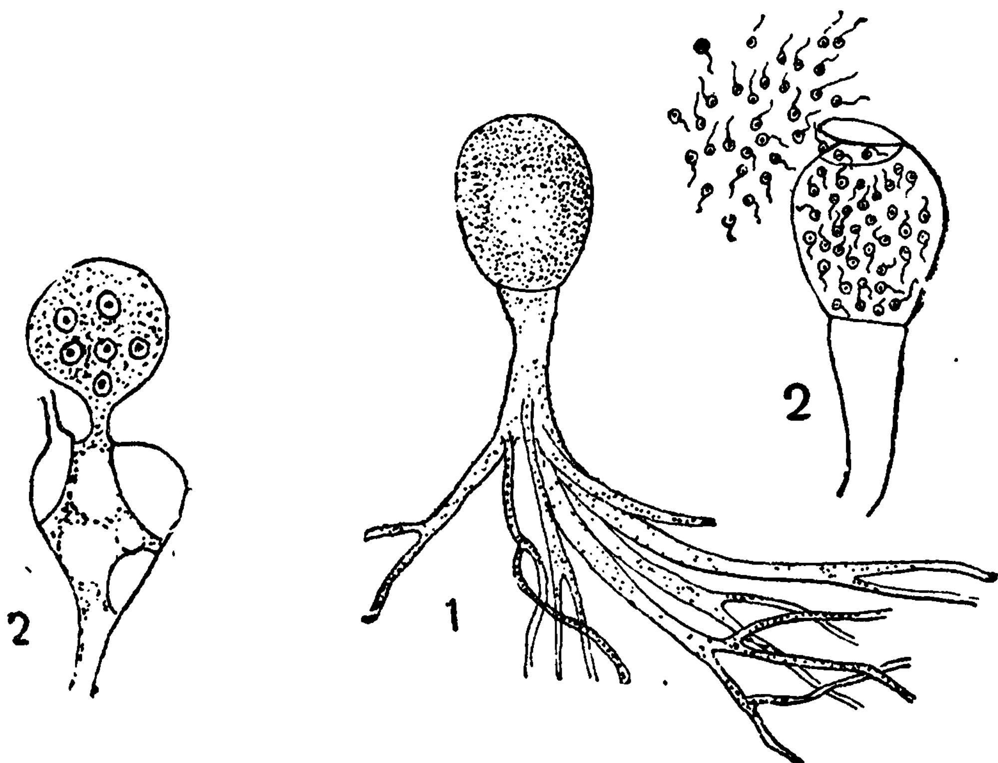


Рис. 102. Macrochytrium botrydioides: *1*—растение со спорангием, *2* — выход зооспор из спорангия.

Образ жизни, значение и филогенез микохитридиевых

Микохитридиевые в огромном большинстве паразиты на водных растениях, однако паразитизм их, несмотря на внутриклеточное распространение мицелия, повидимому, довольно мало специализирован. Это можно заключить как из того, что многие из них не строго приурочены к какому-нибудь определенному хозяину, так и из того, что они легко растут в искусственной сапрофитной культуре. В последние годы такие культуры ставились рядом авторов (Sparrow, Butler, Karling), причем оказалось, что водные микохитридиевые очень нетребовательны к субстрату и хорошо развивались на агаре с кукурузной мукой, сусловом агаре, картофельном агаре и др. Интересно, что при этом получалось очень быстрое развитие; полный цикл гриба заканчивался в 2—3 дня[1].

Несколько более, повидимому, специализованы паразиты наземных растений. Они строже приурочены к определенным субстратам, и сапрофитная культура их неизвестна. Однако и последние, хотя и более ясные паразиты, но не имеют большого экономического значения, так как развиваются чаще на растениях, не имеющих особой хозяйственной ценности. Кроме того, и самое

[1] Такой темп не является исключительным для микохитридиевых. В 1930 г. Entz (Arch. f. Protist., 69) описал новый грибок, Oovorus copepodorum, который развивается на яйцах рачков из Copepoda. Его полный цикл, от зооспоры до новой зооспоры, берет только $^1/_2$ часа.

действие их на хозяина обыкновенно не сказывается губительно и ограничивается образованием небольших пятен отмершей ткани на листьях и т. п. Из представителей, имеющих все-таки известное практическое значение, можно указать следующие:

1. Urophlyctis alfalfae вызывает довольно распространенное в Северной Америке заболевание люцерны (Medicago sativa), ведущее к изуродованию и отмиранию целых побегов.

2. Urophlyctis leproides вызывают галлообразные разрастания на корнях сахарной свеклы. Встречается в Европе и у нас в Союзе.

3. Physoderma graminis поражает листья некоторых кормовых трав (Dactylis, Phleum и др.).

4. Physoderma zeae поражает кукурузу, преимущественно в тропических и субтропических странах. В южных штатах США вызываемая ею болезнь называется «оспой кукурузы», так как выражается в появлении темных пятен на листьях и стеблях. Сокращение ассимиляционной поверхности листьев и ломкость стеблей, вызываемые паразитом, могут заметно снизить урожай. Недавно этот грибок обнаружен и у нас в Союзе, в зап. Грузии, где, как оказалось, приносит немалый вред, особенно в приусадебных посевах кукурузы, ведущихся без плодосмена.

Филогенетические отношения Mycochytridiales трактуются разными авторами неодинаково. Одни рассматривают их как редуцированный ряд, происходящий от более высоко организованных грибов (De Bary, Brefeld), другие — как примитивные формы, берущие в свою очередь начало или от Rhizopoda и Flagelata (Dangeard), или от зеленых водорослей (Lotsy, Gäumann). По мнению Scherfel, которое кажется нам наиболее вероятным, Mycochytridiales имеют родство с Myxochytridiales, специально с центральной группой последних, Olpidiaceae. Что касается соотношений в пределах самой группы Mycochytridiales, то довольно ясно, что Rhizidiaceae более примитивны, а Cladochytriaceae — более сложны. От них вверх идут родственные связи с оомицетами. Среди последних особенно можно указать на промежуточное положение семейства Ancylistaceae, которое одни авторы относят к архимицетам, другие — к оомицетам. Такое же промежуточное положение занимают Blastocladiaceae, которые по одножгутиковым зооспорам и общему расчленению вегетативного тела напоминают Hyphochytriaceae. У нас это семейство, как и Ancylistaceae, рассматривается среди оомицетов (стр. 192 и 194).

ЛИТЕРАТУРА К КЛАССУ ARCHIMYCETES

Barret, 1912. Development and sexuality in... Olpidiopsis. Ann. of Bot., v. 26.

Chupp, 1917. Studies on clubroot of cruciferous plants. Corn. Univ. Exp. Sta. Bull.

Cook, 1928. The inner Relations of the Archimycetes. New Phytol., v. 27.

Cook, 1933. A monograph of the Plasmodiophorales. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 80.

Cook, Ivimey, Nicholson, 1933. A contribution to our Knowledge of Woronina polycystis. Ann. of Bot., v. 47.

Cook, Ivimey, Schwarz, 1930. The life-history of Plasmodiophora brassicae. Philosoph. Transact. Roy. Soc. London, v. 218.

Curtis, 1921. The life-history of Synchytrium endobioticum. Philosoph. Transact Roy. Soc. London, v. 210.

Федотова, 1928. Бактерии, сопутствующие Plasmodiphora brassicae... Материалы по микол., т. 7.

Фаворский, 1910. Новые данные по гистологии и истории развития Plasmodiophora brassicae. Записки Киевск. Общ. Естествоисп., т. 20.

Fitzpatrik, 1930. The lower Fungi.

Honig, 1931. Der Kohlkopferreger. Gartenwiss., Bd. 5.

Horne, 1930. Nuclear division in Plasmodiopherales. Ann. of Bot., v. 44.

Jones and Drechler, 1920. Crownrot of Alfalfa caused by Urophlyctis alfalfae. Journ. Agr. Res., v. 20.

Jones, 1928. Morphology and cultural history of Plasmodiphora brassicae. Arch. Protistenk., v. 62.

Karling, 1928—32. Studies in the Chytridiaceae. Ряд статей в Amer. Journ. of Bot. v. 15, 17, 18.

Karling, 1935. A further Study of Cladochytrium... and culture in artifical media. Amer. Journ. of Bot., v. 22.

Kunkel, 1918. Tissue invasion by Plasmodiophora brassicae. Journ. Agr. Res., v. 14.
Kusano, 1912. On the life-history and cytology of a new Olpidium. Journ. Agr. Col. Tokyo, v. 4.
Kusano, 1930. The life-history and physiology of Synchytrium fulgens. Japan. Journ. of Botany, v. 5.
Minden, 1911. Die Chytridineen. Kryptogamen-Fl. Mark Brandenburg, Bd. 5.
Minden, 1915. Beiträge zur Biologie und Systematik submerser Phycomyceten. Mycol. Untersuch. u. Berichte v. Falk, Bd. 2.
Наумова, 1933. К выяснению влияния почвенных факторов на развитие килы крестоцветных. Тр. по защите раст., 2-я серия, вып. 3. Там же статьи Рохлиной и Федотовой о киле.
Nawaschin, 1899. Beobachtungen ü. feineren Bau... von Plasmodiophora Brassicae. Flora, Bd. 86.
Pavillard, 1910. État actuel de la protistologie végétale. Progr. rei botan., v. 3.
Scherfel, 1925—26. Beitr. z. Kenntniss der Chytridineen, I, II. Arch. Protistenk., Bd. 52, 54.
Сербинов, 1907. Организация и развитие некоторых грибов Chytridineae. Ботанич. записки, т. 24.
Sparrow, 1933. Observations on operculatae Chytridiaceae. Amer. Journ. of Bot., v. 22.
Tisdale, 1919. Physoderma disease of corn. Journ. Agr. Res., v. 16.
Tobler-Wolf, 1913. Die Synchytrieen. Arch. Protistenk., Bd. 28.
Wager, 1913. The life-history and cytology of Polyphagus euglenae. Ann. of Bot., v. 27.

Глава II

2. КЛАСС PHYCOMYCETES

В отличие от Archimycetes с их большей частью одноядерным слабо развитым вегетативным телом фикомицеты обыкновенно имеют мощно развитый мицелий, сложенный из многоядерных, лишенных перегородок гиф (так называемый неклеточный) с неограниченным верхушечным ростом и значительной самостоятельностью частей, так что отделенный кусок гифы обыкновенно легко регенерирует[1].

Класс фикомицетов может быть разделен на два подкласса — оомицеты и зигомицеты, — устанавливаемые на основании формы полового процесса, но отличающиеся также и рядом других признаков.

Подкласс Oomycetes. Половой процесс — оогамия. Бесполое размножение в типе — зооспорами. Большинство семейств приспособлено к водному образу жизни.

Подкласс Zygomycetes. Половой процесс — зигогамия. Зооспор никогда не образуется. Бесполое размножение — спорами, одетыми оболочкой, образующимися или эндогенно в спорангиях, или экзогенно на конидиеносцах. Почти все — наземные формы.

1. Подкласс Oomycetes

Оомицетов известно более 300 видов, причем среди них встречаются как сапрофиты, так и паразиты, как чисто водные, так и наземные формы. Как показывает название, наиболее существенный признак их представляет оогамное оплодотворение.

Однако сюда же приходится присоединить некоторые формы (Allomyces и, вероятно, другие Blastocladiaceae), где оплодотворение осуществляется в виде копуляции двух планогамет, из которых одна больше другой. У остальных оомицетов действительно имеется типичная оогамия. Из них у Monoblepharis имеется оплодотворение неподвижного яйца подвижным сперматозоидом, у остальных же обособленных мужских половых элементов не образуется, и при оплодотворении недиференцированное специально содержимое мужского орга-

[1] Относительно предполагаемого родства фикомицетов с водорослями см. стр. 165.

на, антеридия, переливается через посредство особого развивающегося для этой цели отростка (оплодотворяющая трубка) в женский орган, оогоний. Что касается этого последнего, то, в отличие от антеридия, содержимое его всегда диференцируется, образуя одну или несколько яйцеклеток, которые свободно лежат в его полости. После оплодотворения яйцеклетки превращаются в покоящиеся ооспоры, и при этом образующиеся на них оболочки остаются независимыми от общей оболочки оогония.

Бесполое размножение большинства оомицетов осуществляется зооспорами, развивающимися в зооспорангиях, которые у некоторых представителей отделяются целиком от несущего их органа, т. е. превращаются биологически в конидии, но тем не менее большей частью прорастают, как зооспорангии. Большинство оомицетов представляют вполне водные растения, и только высшие представители приспособились к наземному существованию в качестве паразитов высших растений (у них и наблюдается указанное свойство зооспорангия отделяться целиком в виде одной конидии).

Подкласс оомицетов делится на следующие порядки:

1. Порядок Monoblepharidales. Зооспоры одножгутиковые. Половой процесс у одних—гетерогамия в виде слияния двух подвижных неравновеликих гамет, у других оогамия в виде оплодотворения яйцеклетки подвижным сперматозоидом. Водные сапрофиты.

2. Порядок Ancylistales. Зооспоры двужгутиковые. Половой процесс — оогамное оплодотворение яйцеклетки антеридием без обособленных сперматозоидов. Вегетативное тело слабо развито, в виде многоядерного ветвящегося мешка. Большинство—внутриклетные паразиты на водорослях, некоторые — на водных животных и немногие — на пыльце высших растений в воде.

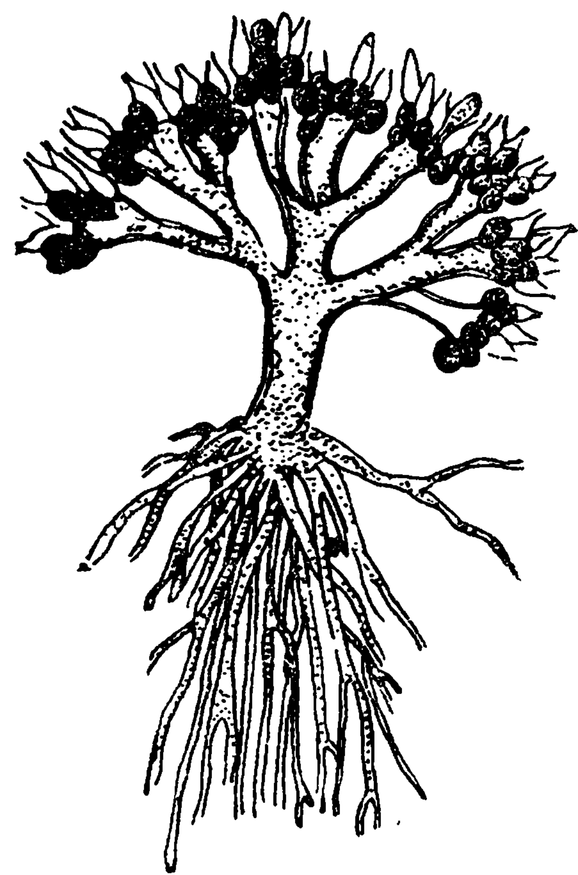


Рис. 103. Blastocladia Pringsheimii. Цельное растение с ризоидами, покоящимися клетками (темными) и зооспорангиями (большей частью опорожненными).

3. Порядок Saprolegniales. Зооспоры двужгутиковые. Половой процесс — оогамное оплодотворение яйцеклетки антеридием без обособленных сперматозоидов. У большинства в оогонии развивается много яйцеклеток, а у некоторых — только одна. Вегетативное тело, в отличие от предыдущего порядка, в виде хорошо развитого неклеточного многоядерного мицелия, сложенного обыкновенно из неограниченно нарастающих гиф. Водные сапрофиты.

4. Порядок Peronosporales. Зооспоры двужгутиковые. Половой процесс — оогамное оплодотворение яйцеклетки антеридием без обособленных сперматозоидов. В оогонии всегда одна яйцеклетка. Вегетативное тело в виде хорошо развитого неклеточного мицелия из многоядерных неограниченно нарастающих гиф. Низшие представители — водные сапрофиты или факультативные паразиты на водных растениях; высшие представители — эндофитные истинные паразиты наземных растений.

1. ПОРЯДОК MONOBLEPHARIDALES

Этот порядок отличается от остальных оомицетов одножгутиковыми зооспорами (у остальных они двужгутиковые) и поэтому, вероятно, принадлежат к особому филогенетическому ряду, являющемуся прямым продолжением архимицетов с их зооспорами такого же строения.

Порядок Monoblepharidales — небольшой, насчитывает всего около 20 видов, но тем не менее в нем устанавливаются два семейства Blastocladiaceae и Monoblepharidaceae, весьма значительно отличающиеся друг от друга как по

строению вегетативного тела, так и по форме полового процесса (гетерогамия у первых и оогамия у вторых).

1. Семейство Blastocladiaceae. Сюда относится около десятка водных сапрофитных форм, поселяющихся на растительных остатках. Они отличаются чрезвычайно характерным строением таллома, в котором более или менее ясно различается главная ось и боковые ветви. В наиболее типичном случае, представленном родом Blastocladia, таллом состоит из крупной цилиндрической основной клетки, от нижнего конца которой отходят ризоиды, внедряющиеся в субстрат, а от верхнего — свободно идущие ветвящиеся гифы, несущие органы размножения (рис. 103). По своему развитию основная часть соответствует центральной части таллома хитридиевых, представляя разросшееся тело зооспоры, осевшей на субстрат и развившей затем с одного конца ризоиды, а с другого—упомянутые гифы. В молодости все это представляет, формально говоря, одну многоядерную клетку, а затем могут появляться поперечные перегородки как в гифах, так и в основной клетке. Органы размножения помещаются на гифах и представлены одиночно сидящими покоящимися клетками и зооспорангиями, которые сидят также большею частью одиночно на концах разветвлений гиф, а иногда расположены цепочками. У рода Gonapodya менее резкая диференцировка на главную ось и боковые ветви. Гифы здесь снабжены перетяжками и несут на концах зооспорангии (рис. 112,*2*).

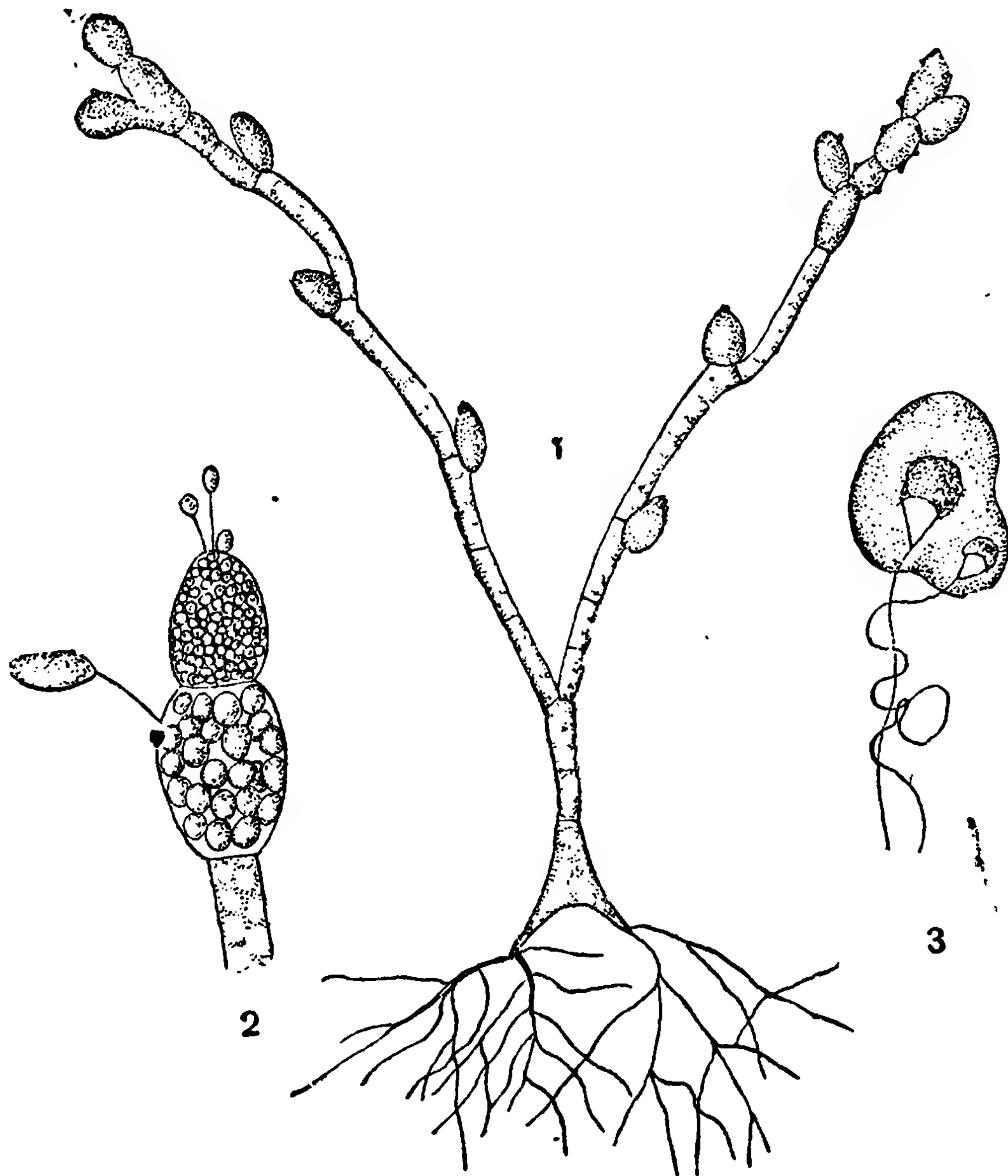


Рис. 104. Allomyces javanicus: *1* — цельное растение с зооспорангиями и покоящимися клетками, *2* — мужской и женский гаметангии; *3* — копуляция гамет.

История развития Blastocladiaceae выяснена в недавнее время исследованием Kniep (1929, 1930) над Allomyces (форма близкая к Blastocladia). Здесь имеются двух сортов экземпляры. Одни развивают на конечных разветвлениях большей частью одиночно расположенные зооспорангии и толстостенные покоящиеся клетки (рис. 104, *1*). Другие — такие же по внешности, но несут гаметангии. Последние расположены цепочками и бывают двух родов: одни с более крупными одножгутиковыми гаметами (женскими), а другие, сидящие рядом с первыми, с такими же одножгутиковыми, но более мелкими гаметами (мужскими) (рис. 104, *2*). По выходе из гаметангиев мужские и женские гаметы попарно копулируют, и зигота без периода покоя сейчас же прорастает в новую особь, причем никаких признаков редукционного деления ее диплоидного копуляционного ядра не наблюдается. Эта новая (диплоидная) особь развивает только зооспорангии и покоящиеся клетки. Зооспоры, образовавшиеся в зооспорангиях, сходны по строению с гаметами, но крупнее их и являются диплоидными. Из них вырастают такие же новые бесполые растения и т. д. Таким образом, неограниченно повторяются бесполые диплоидные генерации гриба. Возвращение к гаплоидной половой генерации осуществляется при прорастании покоящихся клеток. Они превращаются при этом в зооспорангии, которые по их значению нужно обозначать как зародышевые спорангии, так как, судя по всему, в них происходит редукция первоначальных диплоидных ядер. Выходящие из них зооспоры сходны по строению с обычными зооспорами, но оказываются гаплоидными и прорастают в половую особь с гаметангиями.

От этого нормального хода развития может быть целый ряд отклонений, как у изученного Книпом A. javanicus, так и у некоторых других видов этого рода. Иногда при прорастании покоящихся клеток не происходит редукции, и в результате образуются диплоидные зооспоры, снова прорастающие в диплоидные (спорофитные) особи, или макрогаметы прорастают без копуляции (партеногенетически) и снова развивают гаплоидные особи. Наконец, обнаружены смешанные особи, содержащие как гаплоидные, так и диплоидные ядра (вторые приблизительно в два раза превосходят по объему первые). Такие особи одновременно могут развивать как зооспорангии, так и гаметангии (Sorgel, 1937; Hatch, 1938). Указанные черты Allomyces (а также, вероятно, и других Blastocladiaceae) могут толковаться как указания на примитивность организации. Характер смены генераций (ядерных фаз) здесь еще не строго установился и существенно отличается от того, что типично для остальных фикомицетов, где в диплоидном состоянии сохраняется одна зигота. Наконец, на примитивность Blastocladiaceae указывает и самая форма полового процесса в виде гетерогамной копуляции планогамет, что напоминает некоторых миксохитридиевых.

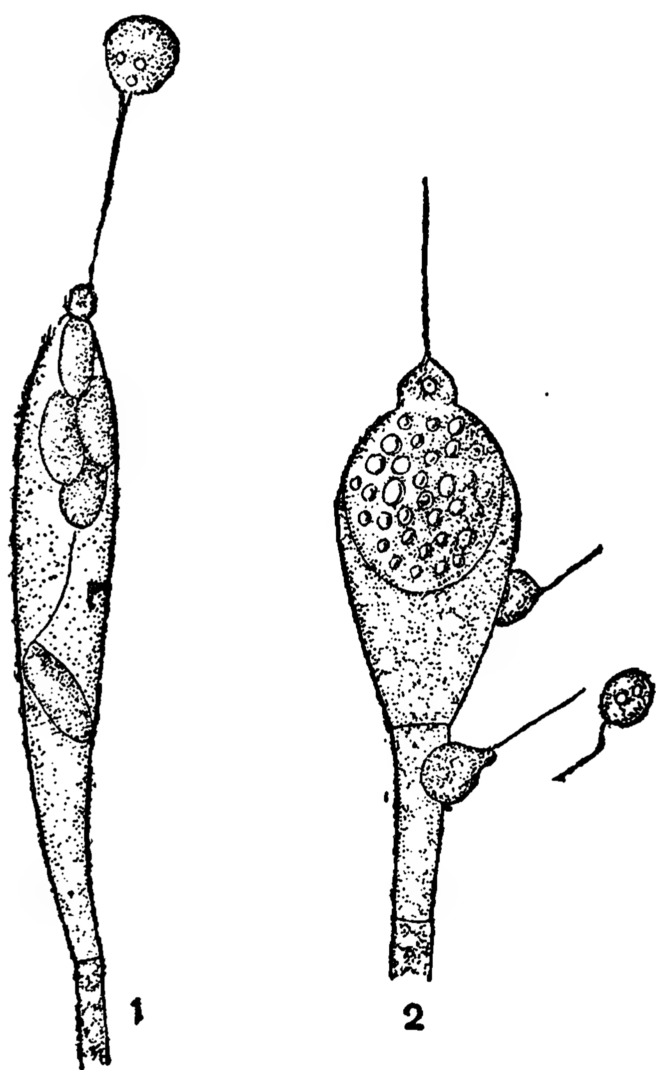
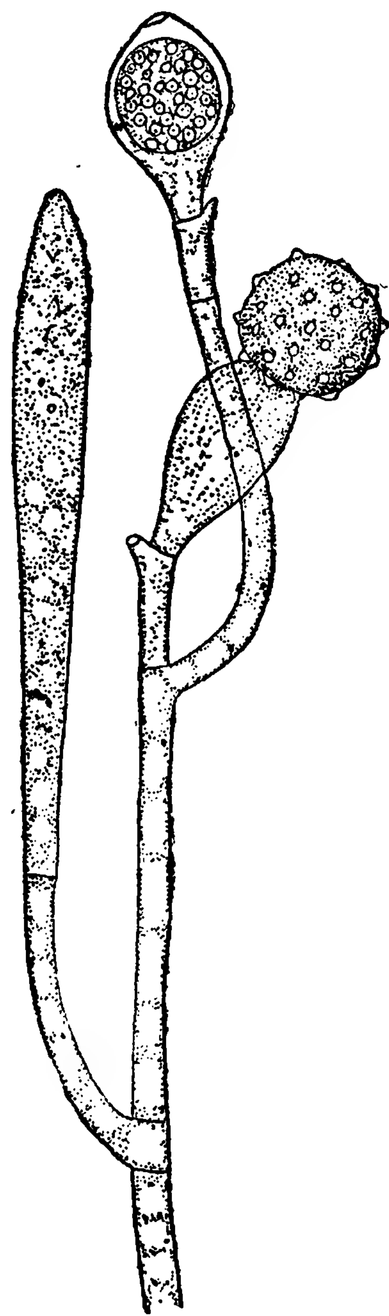


Рис. 105. Monoblepharis sphaerica. *1*—зооспорангий; *2* и *3*—оплодотворение и формирование ооспоры.


Рис. 106. Monoblepharis sphaerica: на правой ветви оогонии и антеридии под ними, на левой — зооспорангий.

По систематическому положению Blastocladiaceae представляют переход от Mycochytridiales к оомицетам; в частности они близки к Macrochytrium по сложению таллома. Помещение этого семейства среди оомицетов может быть оправдано тем, что здесь можно видеть самую начальную ступень эволюции этого ряда.

2. Сем. Monoblepharidaceae. В этом семействе с достаточной определенностью установлен только один род приблизительно с десятком видов, которые встречаются изредка в воде, на древесных сучьях, преимущественно весной или поздней осенью. Таллом без перегородок, многоядерный; он состоит из ризоидов, прикрепляющихся к субстрату, и свободных длинных гиф, которые не обильно ветвятся и приносят органы размножения.

Половые и бесполые органы размножения могут развиваться на одном мицелии, т. е. здесь нет смены генераций, как у Allomyces (рис. 106). Органы бесполого размножения представлены в виде зооспорангиев, которые развиваются из кончиков гиф, отделяющихся перегородкой. Их содержимое распада-

ется затем на отдельные одножгутиковые зооспоры, которые и выходят наружу через терминальное отверстие в оболочке спорангия (рис. 105, *1*). Половые органы представлены в виде оогониев и антеридиев. Они располагаются обыкновенно на одной и той же гифе в непосредственном соседстве друг с другом, причем у одних видов (M. sphaerica и др., рис. 105, *2*) антеридии помещены под оогонием (гипогинные антеридии), а у других (M. insignis и др.) — над оогониями (эпигинные антеридии). Как у тех, так и у других на протяжении гифы половые органы нередко развиваются цепочками из чередующихся оогониев и антеридиев. Оогоний представляет вздутую клетку, все содержимое которой развивается в одну яйцеклетку, свободно лежащую в его полости. В готовом состоянии яйцеклетки одноядерны, но не выяснено, являются ли они таковыми с самого начала. Антеридии имеют в общем цилиндрическую форму и с самого начала многоядерны. Их содержимое распадается соответственно числу клеточных ядер на 20—30 сперматозоидов такого же строения, как и зооспоры, но более мелких. Через отверстие в оболочке они выходят наружу и, передвигаясь отчасти при помощи своего жгутика, а главным образом ползая амебообразно по поверхности оогония, они достигают отверстия в его оболочке, и здесь один из сперматозоидов проникает внутрь и сливается с яйцеклеткой. После этого у одних видов (M. sphaerica, M. brachyandra) зигота выдвигается из оогония и одевается толстой шиповатой оболочкой, сидя над его отверстием (рис. 106), у других видов она остается внутри оогония. Зигота прорастает после периода покоя, развивая прямо новую нить. Вероятно, при этом происходит редукционное деление ее диплоидного копуляционного ядра.

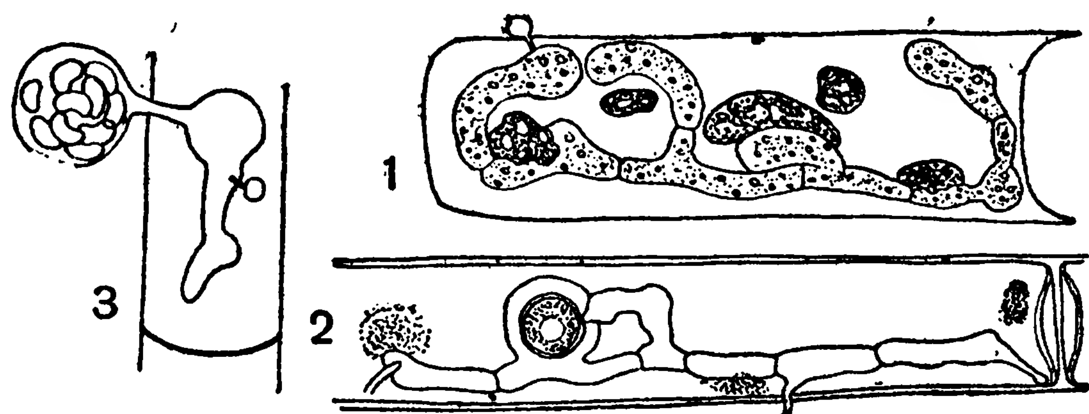


Рис. 107. Lagenidium Rabenhorstii: *1* — растение в клетке Spirogyra; *2* — оплодотворение, *3*—зооспорангий.

2. ПОРЯДОК ANCYLISTALES

Этот небольшой порядок, куда относится 4—5 родов и около 25 видов, относится к другому, более мощно развитому эволюционному ряду среди оомицетов, характеризующемуся наличием двужгутиковых зооспор и утратой обособленных сперматозоидов. Порядок содержит только одно семейство Ancylistacae.

Семейство Ancylistaceae. Сюда относятся внутриклетные паразиты с слабо развитым мешковидным вегетативным телом. Большинство паразитирует на зеленых водорослях, а некоторые на низших беспозвоночных, например Myzocytium vermicolum на круглом черве Angillula, а другой вид, M. proliferum — на зеленых водорослях из Zygnemaceae. Представителем другого близкого рода Lagenidium может служить L. Rabenhorstii, довольно обычный у нас паразит на Spirogyra и других Zygnemaceae. Другой, также нередкий вид, L. pygmaeum, живет в пыльце сосны, попавшей в воду (т. е. сапрофитно).

Род Lagenidium в общем довольно хорошо изучен и со стороны истории развития. Почковидная зооспора его с двумя сбоку прикрепленными жгутиками садится на соответственный субстрат, одевается оболочкой и пускает внутрь клетки ветвящийся мешкообразный вырост, делающийся вскоре многоядерным (107, *1*). Это и есть вегетативное тело паразита, помещающееся все в одной клетке хозяина. При созревании оно делится поперечными перегородками на несколько многоядерных клеток, из которых каждая может развить зооспорангий. При этом она дает вырост, прободающий изнутри оболочку и вздувающийся затем на конце в виде пузыря. В него протекает протоплазма из внутренней клетки и распадается здесь на несколько зооспор (рис. 107, *3*).

При половом воспроизведении происходит такое же разделение мешковидного вегетативного тела на клетки. Из них одни функционируют как антери-

дии, а другие — как оогонии, содержащие каждый по одной свободно лежащей яйцеклетке. Они оплодотворяются через посредство оплодотворяющего отростка, который развивается из соседнего антеридия (рис. 107, *2*). Ооспора содержит одно ядро. Прорастание ее, как и у Myzocytium, неизвестно.

Также очень обычен у нас Ancylistes closterii, паразитирующий на Closterium. Он имеет более развитое и разветвленное вегетативное тело. Зооспоры здесь совсем неизвестны, а некоторые клетки вырастают в длинные, свободно идущие нити, которые и внедряются в соседние экземпляры Closterium (рис. 108, *1*) аналогично, например, тому, что имеется у Polyphagus (стр. 184). Оплодотворение в общем такое же, как у предыдущих родов. Многоядерное содержимое антеридия переливается через оплодотворяющий отросток в многоядерный же оогоний с мало диференцированной яйцеклеткой. Неизвестно, происходит ли здесь множественная копуляция ядер или сливается только одна пара вследствие дегенерации остальных.

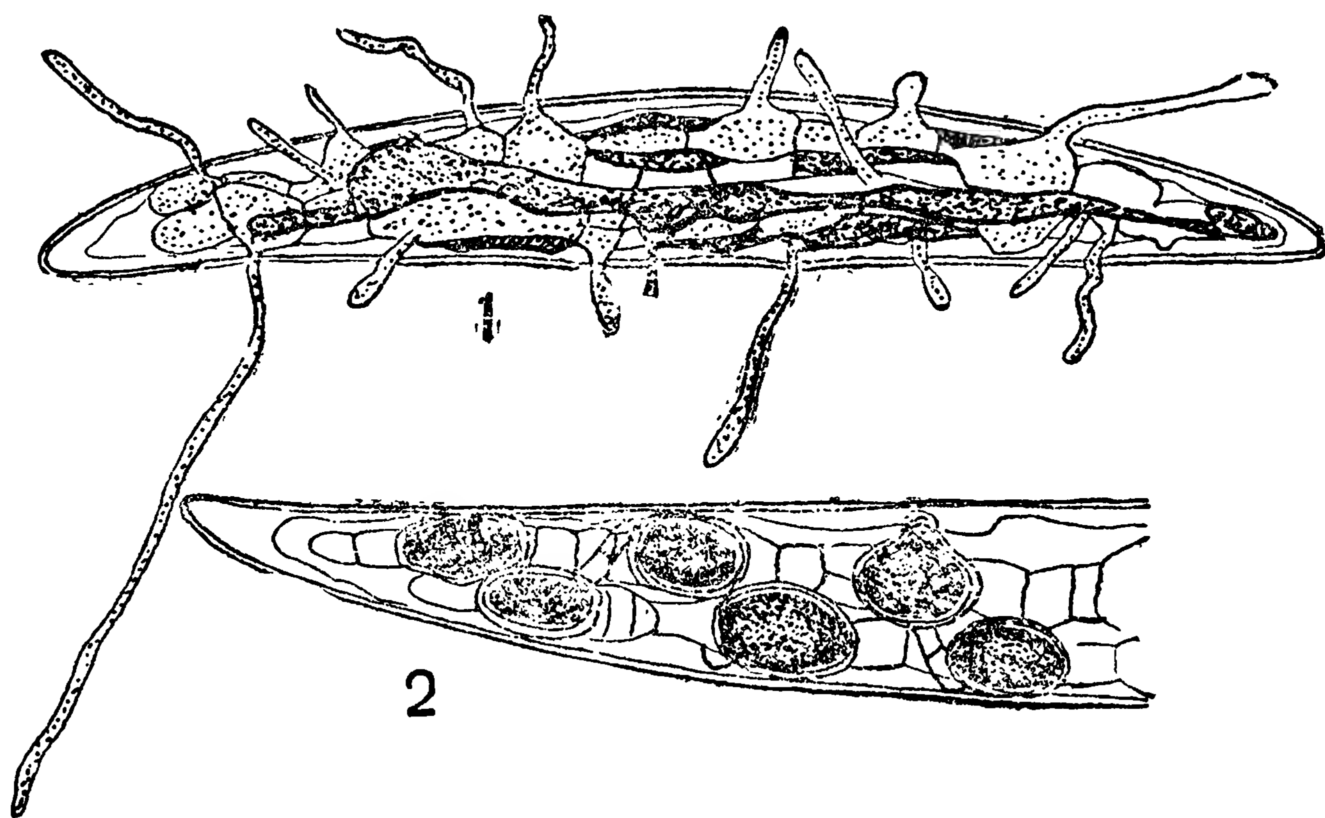


Рис. 108. Ancylistes closterii: *1* — Closterium с паразитом; *2* — ооспоры.

Ооспоры прорастают прямо в нить, так что зооспоры здесь, повидимому, полностью утрачены как в половом, так и в бесполом цикле развития.

3. ПОРЯДОК SAPROLEGNIALES

В порядке Saprolegniales установлено около сотни видов преимущественно водных сапрофитов. Многие из них весьма распространены в наших пресных водоемах, где поселяются преимущественно на трупах мелких животных. Вегетативное тело хорошо развито и состоит из ветвящихся толстых свободных гиф и более тонких ризоидов, которые отходят от их основания и внедряются в субстрат. Оболочка гиф обыкновенно дает реакцию на целлюлозу (отличие от Monoblepharidales, где имеются сходные гифы, но оболочка не дает целлюлозной реакции). На свободных концах гиф развиваются зооспорангии, оогонии и антеридии. Оплодотворение яйцеклеток, содержащихся в оогониях, — посредством выростов антеридиев (обособленных сперматозоидов нет).

В порядке Saprolegniales устанавливаются следующие два семейства.

1. S a p r o l e g n i a c e a e. Вегетативное тело сходно по общему сложению с Monoblepharidaceae. Контуры свободных гиф ровные. В оогониях большей частью по несколько яйцеклеток. На образование их идет все содержимое оогония. 2. L e p t o m i t a c e a e. Вегетативное тело сходно по общему сложению с Blastocladiaceae. У некоторых имеется диференцировка на осевую часть в виде толстого цилиндра и отходящих от вершины ее свободных гиф (как у Blastocladia, стр. 192); у других такой диференцировки нет, но гифы снабжены перетяжками (как у Conapodia, стр. 192). В оогонии всегда одна яйцеклетка; на ее образование идет не вся протоплазма оогония.

1. Сем. Saprolegniaceae. Сюда относятся почти исключительно водные формы, часто встречающиеся в качестве сапрофитов на трупах мелких животных, иногда также и на растительных остатках. Их присутствие в том или другом водоеме обыкновенно легко обнаруживается, если бросить туда мертвых насекомых или кусочки сваренного куриного белка. Зооспоры сапролегний

хематаксически привлекаются продуктами разложения этих субстратов (стр. 117) и развиваются здесь в мицелий, который через 3—4 дня делается заметным в виде белого пушка. Строение таллома сапролегний довольно сходно с тем, что было указано относительно Monoblepharis. Он также состоит из тонких, сильно ветвящихся и внедряющихся в субстрат ризоидов и свободных гиф с ровными контурами. Последние более толсты и обыкновенно слабо ветвятся. Поперечных перегородок в вегетативном состоянии не образуется. Гифы одеты оболочкой, дающей реакцию на целлюлозу, и содержат постенную протоплазму с многочисленными клеточными ядрами. При неблагоприятных условиях гифы образуют геммы в виде различной формы клеток с густым содержимым и одетых плотными оболочками. Они служат для сохранения вида и вегетативного размножения. Типичное бесполое размножение производится двужгутиковыми зооспорами, которые развиваются в спорангиях, образующихся из кончиков длинных вегетативных гиф (рис. 109). Органы полового воспроизведения, оогонии и антеридии, обыкновенно помещаются на концах особых, более коротких разветвлений гиф. Оогонии имеют шаровидную форму и содержат в зрелом состоянии обыкновенно несколько яйцеклеток, на образование которых потребляется все содержимое оогония. Антеридии — в виде тонких цилиндрических клеток, содержимое которых не диференцируется на отдельные оплодотворяющие элементы. При оплодотворении антеридий прикладывается к оогонию, дает несколько оплодотворяющих отростков, которые входят внутрь его, внедряются в яйцеклетки и переливают в них часть своего содержимого (рис. 110).

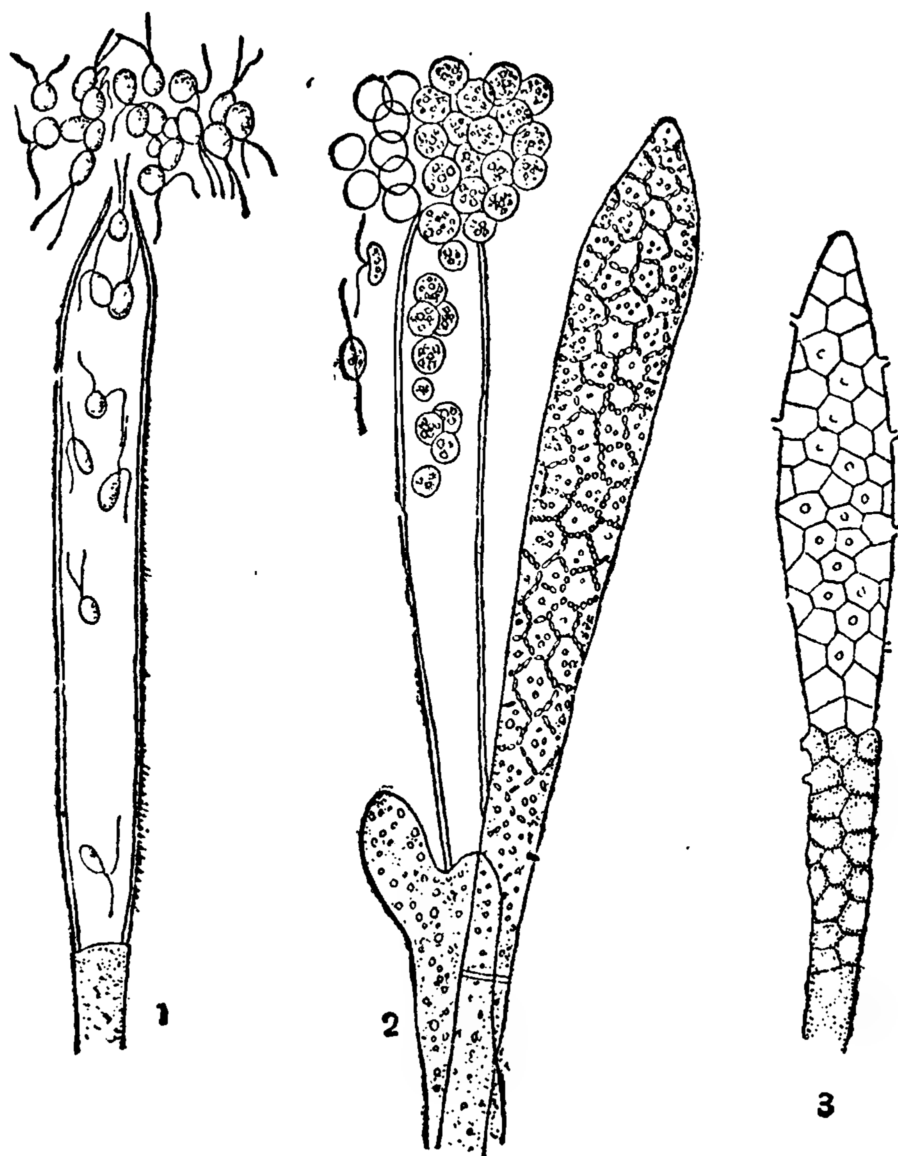


Рис. 109. Зооспорангии: *1*—Saprolegnia; *2* — Achlya; *3* — Dictyuchus (сетчатый спорангий).

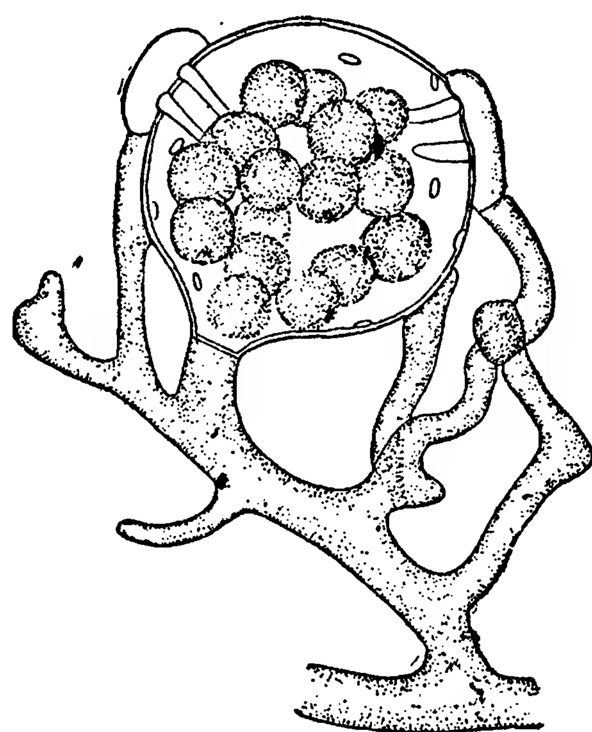


Рис. 110. Saprolegnia monoica, оогоний с антеридиями.

В общем вегетативные органы у представителей Saprolegniaceae построены в высшей степени однообразно. Различия наблюдаются в органах бесполого размножения. Эти последние развиваются обычно из кончиков вегетативных гиф, куда притекает более обильное протоплазменное содержимое, и затем появляется перегородка, отделяющая конечную цилиндрическую клетку с многими ядрами. Ее содержимое распадается затем на отдельные одноядерные участки, которые округляются и вырабатываются в зооспоры. Находящаяся между ними жидкость в полости зооспорангия очевидно представляет не просто воду, а некоторый осмотически действующий раствор, который создает тургорное напряжение оболочки зооспорангия и, наконец, разрыв ее в верхней наиболее слабой части. При этом находящиеся в зооспорангии зооспоры с силой выталкиваются из отверстия. У большинства представителей наиболее распространенного у нас рода Saprolegnia после опорожнения указанным образом зооспорангия несущая его гифа часто врастает в его

пустую оболочку и там развивает новый спорангий, и так повторяется несколько раз. У близкого рода Achlya, также Aphanomyces и некоторых других такой пролиферации спорангия не происходит, и новый зооспорангий образуется из боковой ветви, вырастающей у основания старого (рис. 109, *2*). Наконец, у Dictyuchus и некоторых других зооспорангии могут развиваться в ряд друг за другом на протяжении одной гифы. Поведение зооспор также различно у разных родов. Наиболее сложно оно у Saprolegnia. Здесь из зооспорангия выходят грушевидные зооспоры с двумя одинаковыми жгутиками на переднем конце (рис. 109, *1*). После некоторого периода движения они останавливаются, одеваются оболочкой и затем снова оставляют ее, но имея уже другую форму, в виде почковидных телец с двумя жгутами, отходящими сбоку и направленными один вперед, а другой назад. Эти вторичные зооспоры после периода движения прорастают наконец в мицелий. У других родов этот дипланетизм зооспор упрощается подавлением той или иной стадии. Так, у Pythiopsis имеется только первая стадия грушевидных зооспор, которые и вырастают в мицелий. Наоборот, у Achlya первичные зооспоры одеваются оболочками у самого выхода из зооспорангия и затем разбегаются отсюда в виде почковидных тел (рис. 109, *2*). Таким образом, здесь подавлена первая стадия — грушевидных зооспор. Еще глубже то же явление выражено у Dictyuchus. Здесь в зооспорангии появляются перегородки, делящие его на одноядерные камеры, соответствующие каждая зооспоре первой стадии. Содержимое их выходит наружу через боковые отверстия в общей оболочке спорангия в виде зооспор второй стадии (почковидных). После выхода их в пустом зооспорангии остается как бы сетка из твердых стенок, почему он называется здесь сетчатым спорангием (рис. 109, *3*). Наконец, у рода Aplanes образование подвижных стадий совсем подавлено. Здесь в зооспорангии споры одеваются оболочками и прорастают уже внутри его в новые нити. Такое же явление наблюдается иногда при неблагоприятных условиях и у некоторых других сапролегниевых.

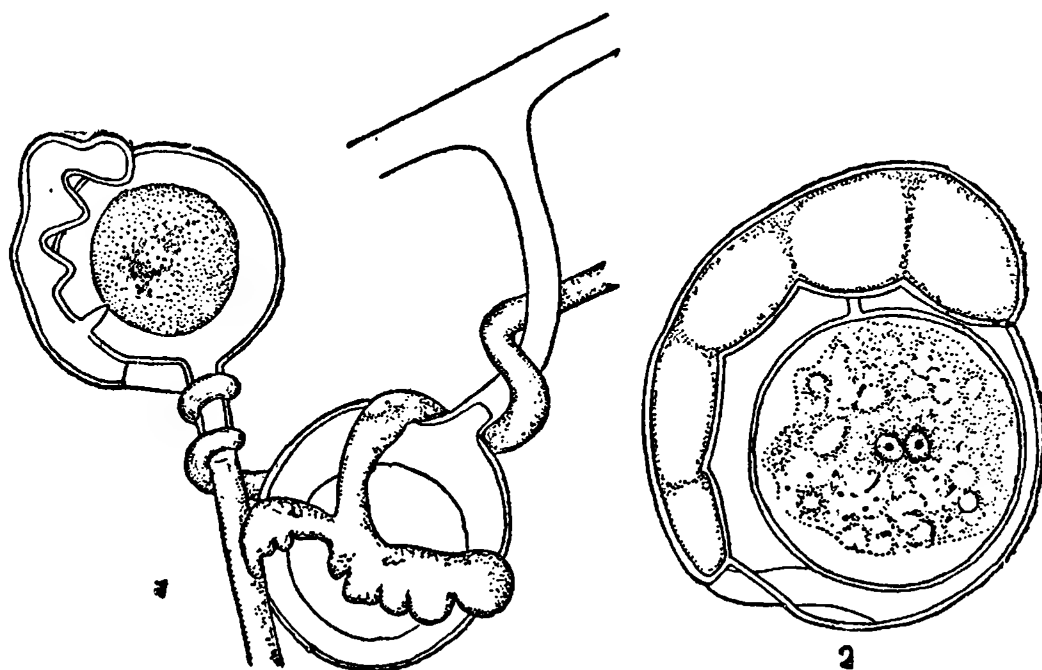


Рис. 111. Aphanomyces: *1* — оогонии и антеридии, *2* — момент оплодотворения.

Половые органы — антеридии и оогонии — образуются обыкновенно на концах особых коротких ветвей, а оогонии иногда также и интеркалярно на протяжении длинных гиф. Антеридиальная ветвь — более тонкая, и конец ее отчленяется в виде довольно длинной клетки — собственно антеридия. Оогоний имеет шаровидную форму и одет более толстой оболочкой, на которой замечаются резко очерченные круглые более тонкие места. Они называются порами, и через них впоследствии антеридий врастает внутрь оогония. Расположение половых органов различно для разных видов. Иногда они образуются на одной короткой ветви вблизи друг от друга (андрогинные формы), иногда на разных ветвях (диклинные формы). Однако даже и в этом последнем случае обычно они возникают из одного и того же мицелия. Только у некоторых видов Dictyuchus, а недавно еще у Achlya bisexualis (Raper, 1936) установлена раздельнополость мицелиев, или гетероталлизм (стр. 49).

Оогонии и антеридии залагаются как многоядерные клетки. Затем ядра в них один раз делятся все одновременно митотически, так что число их удваивается. Вскоре после этого в оогонии большинство ядер начинает дегенерировать, а затем протоплазма распадается на отдельные яйцеклетки, содержащие каждая только по одному ядру. При оплодотворении антеридий прикладывается к оогонию и через поры в его оболочке пускает внутрь оплодотворяющие отростки. Здесь они внедряются в яйцеклетки и переливают в них часть своего содержимого с одним ядром (рис. 110). После этого происходит слияние

клеточных ядер, и яйцеклетки, одеваясь двуслойной оболочкой, превращаются в ооспоры. Они прорастают после периода покоя или прямо в зооспорангий, или давая короткую нить с зооспорангием на ее конце. При этом, конечно, происходит деление копуляционного диплоидного ядра и, судя по всему, редукция числа хромозом.

Среди других Saprolegniaceae несколько особое положение занимают роды Aphanomyces, Leptolegnia и Dictyuchus благодаря тому, что у них в оогонии развивается только одна яйцеклетка, что напоминает, с одной стороны, Monoblepharidaceae и Ancylistaceae, а с другой, — разбираемое дальше семейство Leptomitaceae. Однако развитие половых органов, прослеженное у Aphanomyces, происходит совершенно так же, как и у других сапролегний. Они также первично многоядерны и также в них происходит одновременный митоз, но после этого дегенерируют все ядра, кроме одного, как в антеридии, так и в оогонии. В последнем при этих условиях, конечно, может сформироваться только одна яйцеклетка, причем на ее образование идет вся плазма оогония. Ее оплодотворение происходит так же, как у других форм (рис. 111)[1]. Наряду с нормальным оплотворением у сапролегниевых широко распространено партеногенетическое развитие. При этом у одних антеридии все-таки развиваются, но не функционируют, а у других антеридии совсем отсутствуют. Далее, у одних форм оплодотворение или партеногенетическое развитие зависят от внешних условий и могут быть вызваны экспериментально (стр. 111), а другие формы, повидимому, окончательно утратили половой процесс, как, например, Saprolegnia Thuretii или некоторые расы Saprolegnia mixta, тогда как другие расы того же вида имеют нормальный половой процесс. Судя по исследованиям Mäckel (1928), произведенным над названными формами, здесь имеет место гаплоидный партеногенез, так как неоплодотворяемые расы имеют то же число хромозом в своих клеточных ядрах, как и оплодотворяемые. Развивающиеся без оплодотворения яйцеклетки дают партеноспоры такого же строения, как и нормальные ооспоры, и так же прорастающие после периода покоя. Конечно, при этом не происходит только редукционного деления, так как ядро партеноспоры уже само по себе гаплоидно.



Рис. 112. *1* — Leptomitus; *2* — Gonapodya.

Из представителей Saprolegniaceae у нас наиболее часты виды Saprolegnia и Achlya. Некоторые из них встречаются и в паразитных условиях, особенно на рыбной молоди и икре, и приносят здесь иногда значительный ущерб. Род Dictyuchus (сапрофиты в воде) интересен тем, что здесь обнаружена раздельнополость (гетероталлизм) у некоторых представителей.

2. Сем. Leptomitaceae. По строению свободных гиф Leptomitaceae весьма напоминают рассмотренное выше семейство Blastocladiaceae. Здесь у одних

[1] Иногда наблюдается, что и у других сапролегниевых в оогонии образуется только одно яйцо. Это имеет место при плохих условиях питания.

представителей (Leptomitus) на гифах имеются перетяжки, следующие на более или менее одинаковых расстояниях друг от друга; у других представителей (Rhipidium, Araiospora) мицелий образован из толстой короткой осевой части и тонких, маловетвящихся боковых ветвей, имеющих обыкновенно перетяжки у своего основания. Только эти боковые ветви несут органы размножения. Оогонии у изученных в этом отношении представителей Leptomitaceae содержат только по одной яйцеклетке, на образование которой идет не вся протоплазма, а часть остается в виде периплазмы (как у Peronosporales, стр. 200).

Наиболее известный представитель, Leptomitus lacteus, весьма распространен преимущественно в клоачных и вообще в богатых органическим азотом водах, где он считается очень важным показательным организмом, характеризующим высшую степень загрязнения. Его мицелий в виде объемистых беловатых хлопьев покрывает в таких водах всевозможные субстраты, так как они являются здесь только местами прикрепления, а не питания.

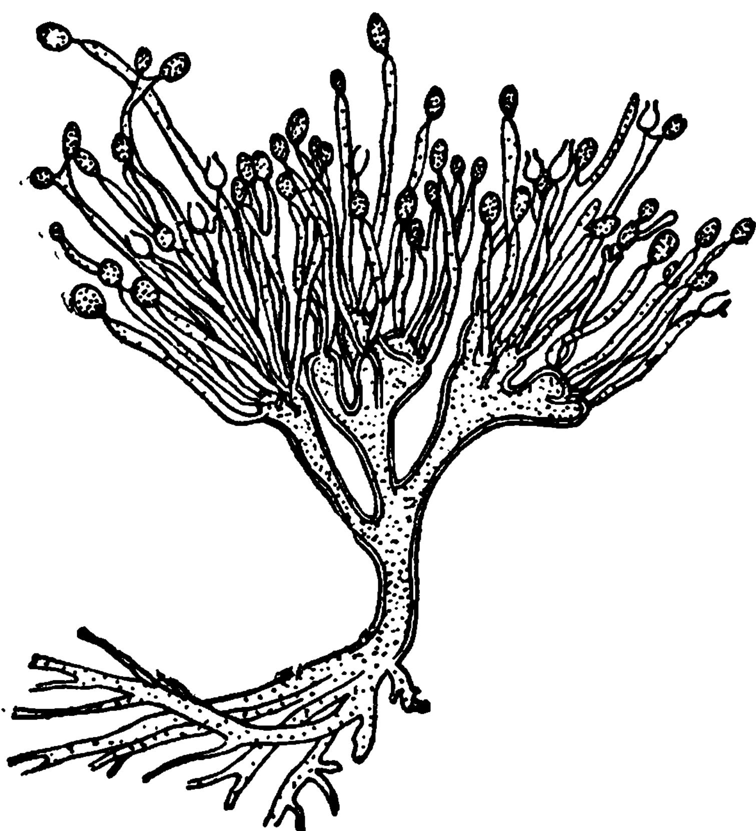


Рис. 113. Rhipidium europaeum, цельное растение с зооспорангиями.

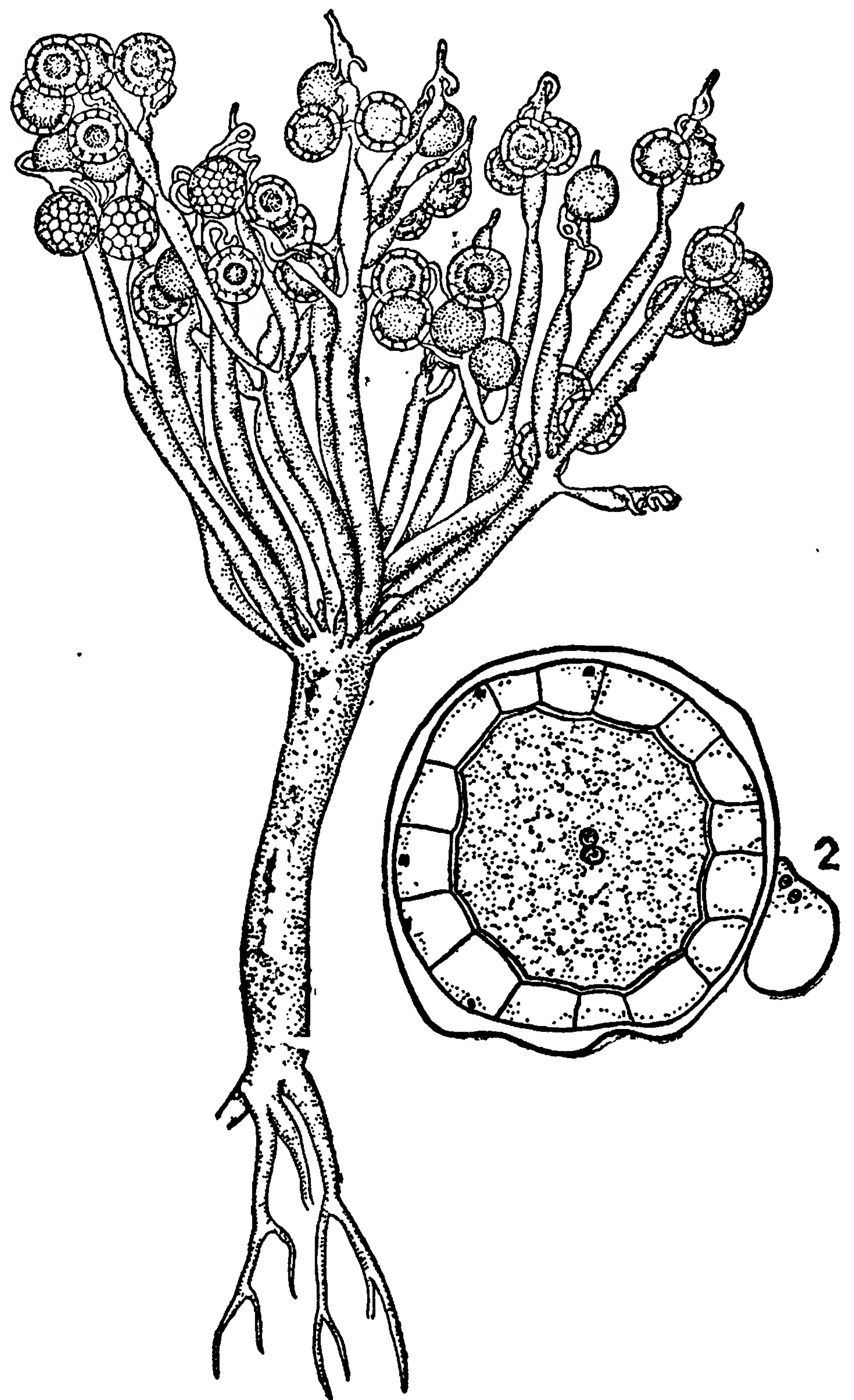


Рис. 114. Araiospora pulchra: *1* — цельное растение с половыми органами; *2* — оогоний в момент оплодотворения, справа у него антеридий.

Последнее получается из омывающей воды, богатой органическими веществами. Гифы Leptomitus ветвятся без особой правильности и характеризуются особенно перетяжками, расположенными на небольших и более или менее одинаковых расстояниях друг от друга. У данной формы известны только зооспорангии. Они развиваются рядами на протяжении гиф и выпускают свои зооспоры через боковое отверстие в оболочке. Зооспоры — грушевидные с двумя передними жгутиками (рис. 112, *1*). Сходное в общем строение имеет Gonapodya (рис. 112, *2*), относящаяся к семейству Blastocladiaceae. Ее гифы также имеют перетяжки, но более часто и правильно следующие друг за другом, чем у Leptomitus.

Rhipidium и Araiospora, живущие сапрофитно на растительных остатках в воде, чрезвычайно напоминают строением таллома некоторые Blastocladiaceae. Здесь имеется осевая часть, от основания которой отходят ризоиды, внедряющиеся в субстрат, а от верхнего конца — более тонкие гифы, несущие органы размножения (рис. 113 и 114). Зооспорангии имеют вид кругловатых тел, сидя-

щих одиночно или группами на концах гиф. Образующиеся в них зооспоры — почковидны, с двумя боковыми жгутами. У обоих названных родов известны также оогонии и антеридии. Развитие их, изученное у Araiospora pulchra, на ранних стадиях происходит так же, как и у Saprolegniaceae, но затем в оогонии формируется только одна одноядерная яйцеклетка, причем на образование ее идет не вся протоплазма оогония, а только центральная часть ее с одним клеточным ядром, периферическая же протоплазма с многочисленными дегенерирующими затем клеточными ядрами образует так называемую периплазму (рис. 114, 2). В антеридии также дегенерируют все ядра, кроме одного, которое через оплодотворяющий отросток и переходит в яйцеклетку и там копулирует с ее ядром.

Другие Leptomitaceae цитологически не изучены, но у ряда форм (Rhipidium, Sapromyces, Apodachlya) известны половые органы, имеющие такое же внешнее строение: оогоний с одним яйцом, окруженным периплазмой. К нему прикладывается цилиндрический антеридий, дающий внутрь оплодотворяющий отросток. Эти черты, особенно то, что более подробно изучено у Araiospora, представляют большой теоретический интерес, так как аналогичное развитие оогония типично для следующего порядка — Peronosporales, и здесь можно видеть до некоторой степени переход к нему. С другой стороны, строение таллома Rhipidium и Araiospora сближает их с Blastocladiaceae, от которых однако они отличаются как зооспорами (у Blastocladiaceae — одножгутиковые, у названных Leptomitaceae — двужгутиковые), так и половым воспроизведением (у Blactocladiaceae, насколько известно, — копуляция планогамет, а здесь — типичная оогамия без подвижных элементов).

Имеются, наконец, и химические различия: у Leptomitaceae, как и у всех Saprolegniales, клеточные оболочки дают реакцию на целлюлозу, тогда как у Blastocladiaceae такая реакция отсутствует. Поэтому нужно признать, что внешнее сходство между Leptomitaceae и Blastocladiaceae представляет скорее конвергенцию, а на самом деле эти два семейства принадлежат к двум эволюционным рядам (первые — к двужгутиковому ряду, вторые — к одножгутиковому).

4. ПОРЯДОК PERONOSPORALES

К порядку Peronosporales относится несколько сот видов весьма различных по условиям существования. Здесь имеются и чисто водные формы, как это характерно для большинства других оомицетов, и сухопутные, причем последние преобладают. Также имеются здесь сапрофиты и паразиты со всеми переходами между этими категориями. Вообще среди пероноспоровых более ясно, чем в какой-либо другой группе грибов, устанавливается эволюция от водной к наземной жизни и параллельно с этим — от сапрофитизма к высоко приспособленному паразитизму.

Общая характеристика порядка заключается в следующем: мицелий сильно развитой, неклеточный, многоядерный. Оболочки гиф содержат в своем составе целлюлозу, но с значительной примесью каллезы, так что обычные цветные реакции на целлюлозу ($ClZnI$ или $I+H_2SO_4$) часто не удаются. Органы бесполого размножения в типе представлены зооспорангиями, развивающими двужгутиковые почковидные зооспоры, с жгутами, отходящими сбоку. Такие зооспорангии обыкновенно имеют округлую форму и значительно превосходят по своей ширине несущие их гифы. У большинства спорангии даже отпадают целиком, и лишь потом в них развиваются зооспоры. Наконец, у многих представителей и зооспор не образуется, а спорангий прорастает прямо в нить мицелия. Таким образом он превращается в спору. Наиболее общие признаки находятся в строении половых органов. Оогонии — шаровидные и развивают всегда только по одной яйцеклетке, причем на образование последней идет не вся плазма оогония, а только центральный участок ее; периферическая же часть образует периплазму, окружающую яйцеклетку и имеющую для нее питательное значение (ср. Leptomitaceae, стр. 199). Антеридий цилиндрический.

Оплодотворение производится отростками его, внедряющимися в оогоний и яйцеклетку.

Чтобы составить хотя и общее, но все таки более конкретное представление об этой важной группе грибов, следует разобрать с эволюционной точки зрения наиболее существенные черты их организации. Высшие пероноспоровые, объединяемые в семейства Peronosporaceae и Albuginaceae, все приспособлены к наземной жизни как паразиты цветковых растений. Их мицелий вполне погружен в субстрат (эндофитный мицелий), где проходит по межклетникам, посылая в самые клетки гаустории определенной формы. Только органы бесполого размножения большей частью образуются вне субстрата, высовываясь наружу через устьица, а в семействе Albuginaceae и они образуются внутри субстрата (рис. 121).

Низшие же представители Peronosporales, объединяемые в семейство Pythiaceae, часто являются типичными водными сапрофитами, развивающимися на растительных или на животных остатках. Имеющиеся среди них и паразитные формы паразитируют большей частью на водорослях; некоторые паразитируют на высших растениях, причем в большинстве случаев их мицелий слагается отчасти из свободно идущих гиф, отчасти из погруженных в субстрат (эндофитных). Последние проходят как по межклетникам, так и пронизывают самые клетки, но специальных гаусторий не образуют. Обыкновенно на недиференцированных специально гифах образуются как органы бесполого размножения, так и половые органы (рис. 115) (последние у высших Peronosporaceae всегда развиваются внутри ткани). Наконец, более специализированные представители Pythiaceae, как виды Phytophthora, сходны по вполне эндофитному мицелию, а также по строению и положению органов бесполого размножения и полового воспроизведения с высшими группами Peronosporales, но отличаются от них по характеру своего паразитизма. Тогда как у высших Peronosporales эндофитный мицелий проходит преимущественно межклетно и развивает особые характерно устроенные гаустории, которые внедряются в полость самих клеток, у Phytophthora и аналогичных Pythiaceae мицелий не развивает особых гаусторий и проходит одинаково как по межклетникам, так и через полость клеток, не изменяя при этом характера своего роста. Далее, у высших Peronosporales как у специализированных паразитов наблюдается, что мицелий паразита в начале своего развития не убивает прилежащие ткани питающего растения, а, наоборот, нередко вызывает даже известную гипертрофию их, тогда как Phytophthora и другие Pythiaceae производят быстрое отмирание ткани питающего растения. Наконец, высшие Peronosporales являются облигатными паразитами и не поддаются выращиванию в сапрофитных условиях, тогда как у Pythiaceae, не исключая и Phytophthora, паразитизм по существу факультативен, и их

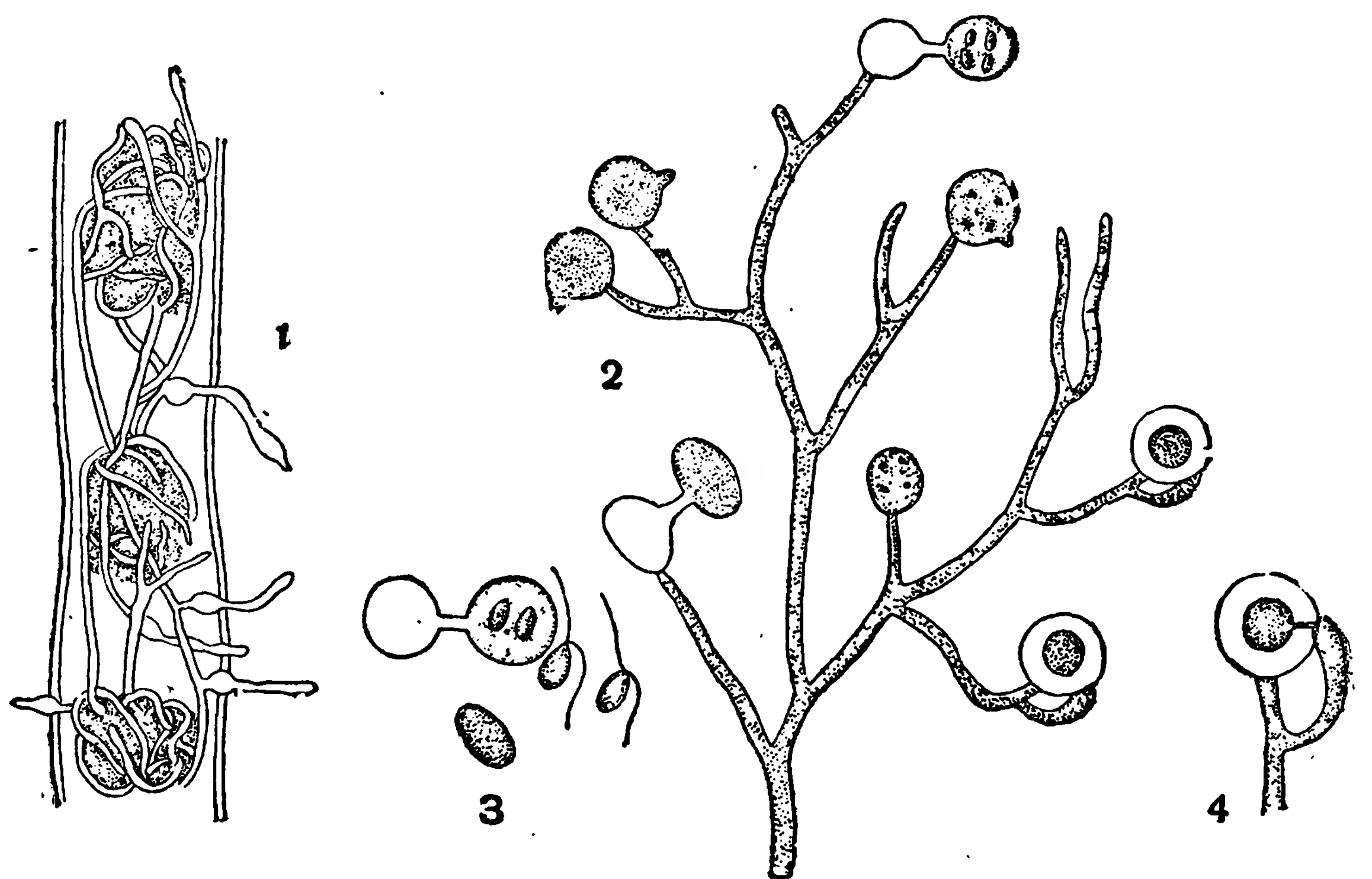


Рис. 115. *1* — Pythium gracile в нити Vaucheria; выход зооспор из высовывающихся наружу ветвей мицелия: *2*—Pythium debaryanum: образование оформленных спорангиев на мицелии и их прорастание боковым пузырем, где формируются зооспоры; *3* — то же, прорастание после спадения всего спорангия; *4* — оплодотворение.

большей частью удается вырастить сапрофитно. Повидимому и в природе они нередко существуют в сапрофитных условиях.

Переход от водного к наземному существованию у Peronosporales особенно ясно отражается на эволюции их органов бесполого размножения. У одних форм они представлены вполне типичными зооспорангиями, а у других как бы настоящими конидиями. Однако между этими крайними типами наблюдаются переходы, и развитие вначале идет одинаково. Залагаются они всегда как многоядерные клетки, как это характерно для спорангиев. У низших Pythiaceae, например у Pythium gracile или Pythium proliferum, эти бесполые органы образуются в воде из концов недиференцированных специально ветвей мицелия и прорастают на месте образования, выпуская содержащиеся в них двужгутиковые почковидные зооспоры (рис. 115, *1*). У высших Pythiaceae, как Phytophthora (рис. 118, *a*) и некоторые Pythium (рис. 115, *2* и *3*), спорангии образуются на концах специальных ветвей большей частью в воздушной среде и отпадают по созревании в целом виде. Затем уже, попавши в воду, они прорастают, разделяя свое содержимое на отдельные двужгутиковые почковидные зооспоры, которые и выходят наружу. Таким образом, здесь спорангий по характеру распространения (но не прорастания) представляется как бы единой спорой—конидией. Такой же характер имеют спорангии и у большинства высших Peronosporales, а у некоторых наиболее приспособленных к наземному существованию, как у представителей рода Peronospora, они окончательно утеряли свой первоначальный характер спорангия и прорастают уже не зооспорами, а прямо, не разделяя своего содержимого, в мицелий, т. е. спорангий окончательно превращается в спору или конидию[1].

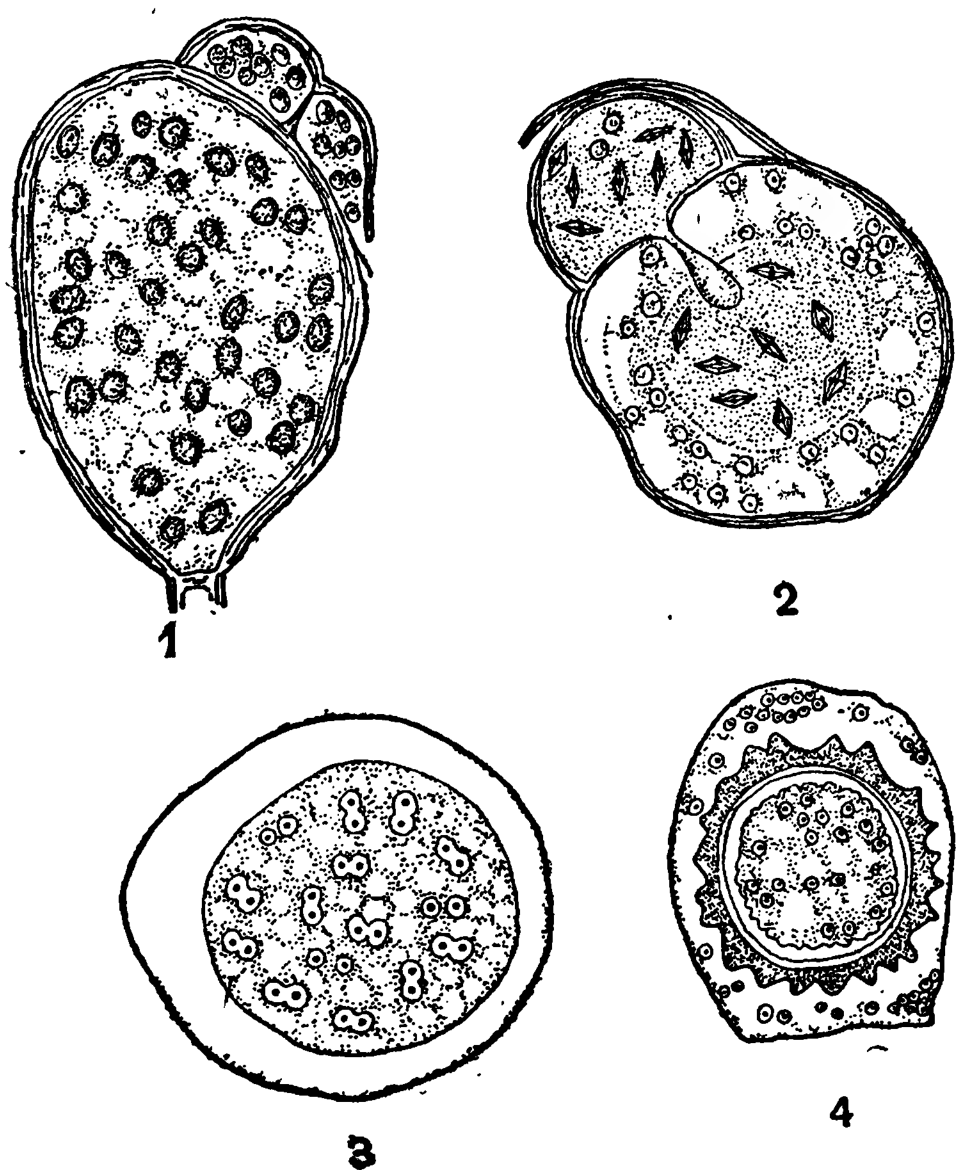


Рис. 116. Albugo bliti: *1* — многоядерные антеридии и оогоний до диференцировки яйца, *2* — второе деление ядер в оогонии и антеридии, *3* — множественное слияние мужских и женских ядер, *4* — первично-многоядерная ооспора.

Как было указано выше (стр. 200), наиболее общие признаки для всех Peronosporales заключаются в строении их половых органов. По внешности они напоминают половые органы Saprolegniales и представлены шаровидными оогониями и цилиндрическими антеридиями. Те и другие образуются обыкновенно в непосредственной близости друг к другу на одном и том же мицелии[2]. Оогоний содержит всегда одну только яйцеклетку, окруженную периплазмой (ср. Araiospora, стр. 200). Оплодотворение, как у сапролегний, осуществляется через оплодотворяющий отросток антеридия. Оплодотворенная яйцеклетка одевается толстой оболочкой и превращается в ооспору, прорастающую после периода покоя или прямо в зооспорангий, или в короткую нить с зооспорангием на конце, или, наконец (в роде Peronospora), вегетативно — прямо в мицелий. При прорастании ооспоры происходит редукционное деление ее диплоидного копуляционного ядра.

---

[1] Спорангий пероноспоровых даже там, где как у Phytophthora и др. он прорастает зооспорами, часто называют также конидией ввиду характера его распространения (отделение в целом виде).

[2] Только у некоторых тропических представителей Phytophthora, как Phytophthora Faberi, показана раздельнополость мицелиев (гетероталлизм). То же наблюдается у паразитирующего на коловратках Zoophagus insignis, которого также, может быть, следует причислить к простейшим Peronosporales.

Значительный интерес представляют подробности строения и развития половых органов у Peronosporales. Начальные стадии здесь одинаковы у всех представителей. Оогонии и антеридии закладываются всюду как многоядерные клетки, расположенные обычно на концах разветвлений гиф (рис. 116, *1*). Дальнейшее развитие их неодинаково у разных форм. У Albugo bliti и Albugo portulacae ядра оогония и прилегающего к нему антеридия два раза одновременно делятся кариокинетическим путем. При этом еще до наступления второго деления протоплазма оогония диференцируется на периферическую вакуолистую периплазму и центральную гомогенную гоноплазму, и второе деление проделывают только ядра, находящиеся в последней (рис. 116, *2*). Гоноплазма с ее несколькими десятками клеточных ядер оплодотворяется путем переливания через оплодотворяющий отросток многочисленных ядер антеридия, которые и сливаются попарно с соответственными женскими ядрами (рис. 116, *3*). Таким образом, здесь сразу происходят многочисленные кариогамии, и ооспора оказывается первично многоядерной. Сходное вначале развитие имеет Albugo tragopogonis и некоторые другие. Здесь также происходит два одновременных деления ядер в оогонии и антеридии, и гоноплазма залагается многоядерной, но затем все ее ядра, кроме одного, дегенерируют. В гоноплазму может перейти при оплодотворении также несколько мужских ядер, но и они, кроме одного, также дегенерируют (рис. 117, *1*). Таким образом, здесь происходит в конце концов слияние только двух ядер, и зооспора оказывается первично одноядерной. Затем ее копуляционное ядро вскоре делится несколько раз, так что ооспора переходит в состояние покоя как вторично многоядерная. У Albugo candida имеется, повидимому, только одно деление ядер в оогонии и антеридии. Гоноплазма первоначально содержит несколько ядер, но затем все они, кроме одного, переходят в периплазму. При оплодотворении в оогоний переходит только одно ядро антеридия (рис. 117, *2*). Ооспора первично одноядерна, но так же, как у Alb. tragopogonis, делается скоро вторично многоядерной вследствие размножения копуляционного ядра ее. У Peronospora, Pythium и большинства других, изученных в этом отношении Peronosporales, также имеется, повидимому, только одно деление ядер в оогонии и антеридии. Центральная гоноплазма получает только одно ядро. Ядра антеридия часто еще до оплодотворения дегенерируют все, кроме одного. Вскоре после оплодотворения происходит кариогамия, и ооспора с одним копуляционным ядром переходит в состояние покоя (рис. 117, *3*). Наконец, у Plasmopara viticola установлено, что ооспора зимует, имея два ядра (не слившиеся мужское и женское), и только перед самым прорастанием происходит, наконец, кариогамия и затем редукционное деление (Arens, 1929).

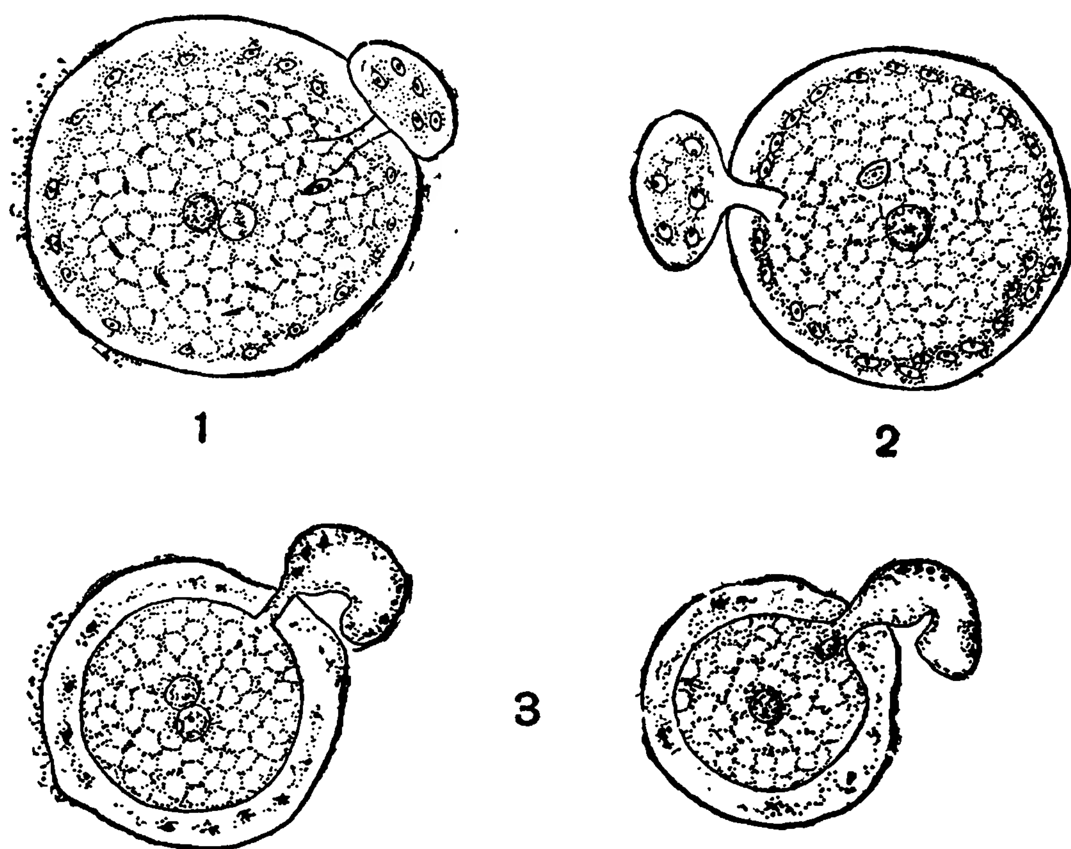


Рис. 117. *1* — Albugo tragopogonis, оплодотворение одного ядра; остальные отмирают; *2* — Albugo candida, оплодотворение первично одноядерной яйцеклетки; *3* — Pythium debaryanum, оплодотворение первично одноядерной яйцеклетки, все ядра в антеридии отмерли, кроме одного.

Из разобранных примеров видно, что у Peronosporales намечается известное направление эволюции полового процесса, которое сводится по существу к замене копуляции многоядерных гаметангиев на слияние двух одноядерных элементов, или гамет. Это достигается с одной стороны путем превращения многоядерной гоноплазмы в одноядерный участок, который можно отождествить с яйцом, а с другой стороны тем, что в антеридии излишние ядра, кроме одного,

дегенерируют или, во всяком случае, не функционируют. Эта эволюция в направлении замены копуляции гаметангиев (гаметангиогамии) копуляцией гамет (гаметогамией) намечается и в других группах грибов (Ancylistaceae, Zygomycetes, некоторые Ascomycetes). Однако, если мы будем располагать по указанному признаку в эволюционный ряд представителей Peronosporales, то получим полное отсутствие совпадения с теми рядами, какие мы получаем, исходя из эволюции органов бесполого размножения и образа жизни. Такое противоречие может быть объяснено тем, что замена гаметангиогамии на гаметогамию происходила многократно и независимо друг от друга в разных группах. Этим можно объяснить то, что в пределах одного и притом весьма хорошо очерченного рода, Albugo, мы имеем почти все возможные ступени этой эволюции или то, что изученные представители наиболее примитивного по всем остальным признакам рода Pythium стоят на высшей ступени в этом отношении.

Порядок Peronosporales делится на следующие три семейства:

А. Большею частью водные формы. Сапрофиты или факультативные паразиты.

1. Семейство Pythiaceae. У низших представителей зооспорангии развиваются на мало диференцированных ветвях мицелия и прорастают (выпускают зооспоры), еще сидя на месте образования. У высших представителей (Phytophthora и некоторые другие) развиваются особые спорангиеносцы, которые, однако, имеют мало определенное ветвление (или совсем не ветвятся). Образующиеся на них спорангии обычно отделяются в целом виде (как конидии).

В. Наземные формы. Облигатные паразиты на высших растениях с эндофитным мицелием, идущим по межклетникам и пускающим в клетки гаустории. Спорангии спадают в целом виде, как конидии.

2. Семейство Peronosporaceae. Спорангии образуются по одному на концах ветвей спорангиеносцев, обладающих определенным ветвлением и высовывающихся наружу из пораженного растения через устьица.

3. Семейство Albuginaceae. Спорангии образуются цепочками на концах коротких неразветвленных спорангиеносцев под эпидермисом хозяина.

1. Сем. Pythiaceae. Сюда относятся роды Pythium, Naematosporangium, Pythiogeton, Pythiomorpha, Blepharospora, Phytophthora и некоторые другие.

Большинство видов рода Pythium — водные формы, сапрофиты или факультативные паразиты на водорослях. Некоторые паразитируют на наземных растениях, но развиваются особенно при повышенной влажности. Гифы мицелия отчасти внедряются в субстрат, отчасти идут вне его. Зооспорангии имеют шаровидную или грушевидную форму и отделены перегородками от несущих гиф. Они образуются или целыми цепочками, или одиночно на кончиках мало диференцированных простых или симподиально ветвящихся спорангиеносцев. Прорастают зооспарангии или на месте своего образования, или отпадают в целом виде как споры и затем прорастают в зооспорангии (рис. 115, *2*, *3*). Самое прорастание спорангиев происходит обыкновенно таким образом, что их содержимое выходит в виде пузыря, и затем образовавшиеся в нем или еще в спорангии зооспоры разбегаются. На свободных гифах мицелия, наряду с зооспорангиями, образуются и половые органы, строение которых не представляет существенных особенностей у отдельных видов.

Наиболее важным представителем рода Pythium является P. debaryanum (рис. 115, *2*). Он довольно широко распространен в почве, где может жить сапрофитно, а вместе с тем может нападать на корни молодых сеянцев очень многих травянистых и древесных растений, часто вызывая их массовую гибель. Особенно губителен он для сеянцев сахарной свеклы, многих цветочных растений и сеянцев сосны. Интересно, что, несмотря на в значительной степени сапрофитный характер P. debaryanum, в паразитных условиях он проявляет известную специализацию. В пределах этого вида выявлено довольно значительное количество рас, отличающихся друг от друга как по общим патогенным свойствам,

так и по специальной способности заражать те или другие растения (см. биотипы, стр. 95). Эти расы обнаруживают и некоторые различия в характере роста при сапрофитной культуре, в которой Pythium debaryanum как сапрофит вообще развивается довольно хорошо и обнаруживает значительную приспособляемость к разным источникам питания и реакции среды.

Очень близок к Pythium род Naematosporangium, считаемый некоторыми за подрод его. Он отличается от типичных представителей Pythium менее резкой диференцировкой зооспорангиев, сохраняющих цилиндрическую форму гиф. У некоторых, как у Naematosporangium (Pythium) gracile, паразитирующего на зеленых водорослях, оформленных зооспорангиев, отделенных перегородкой от гифы, не образуется: содержимое гиф просто через кончик их выходит наружу в виде пузыря и здесь распадается на двужгутиковые зооспоры (рис. 115, *1*). По указанным признакам Nematosporangium может толковаться как наиболее примитивный род среди Pythiaceae. Из видов его следует еще указать Naematosporangium Nikitinskii, недавно обнаруженный и изученный Разумовым (1935). Этот водный сапрофит довольно широко распространен в загрязненных водах, где представлен в виде стерильного мицелия и раньше толковался как Mucor. Однако Разумов обнаружил в культуре у него зооспоры. Pythiogeton и Pythiomorpha встречаются как сапрофиты в воде на растительных остатках. Первый характеризуется особенно своими своеобразными спорангиями, вытянутыми на манер птичьей головы поперек несущей гифы. У второго — спорангии овальные, и после выхода из них зооспор несущая гифа прорастает сквозь пустую оболочку их и дает выше новый спорангий и т. д. У обоих родов известны и половые органы обычного для пероноспоровых строения.

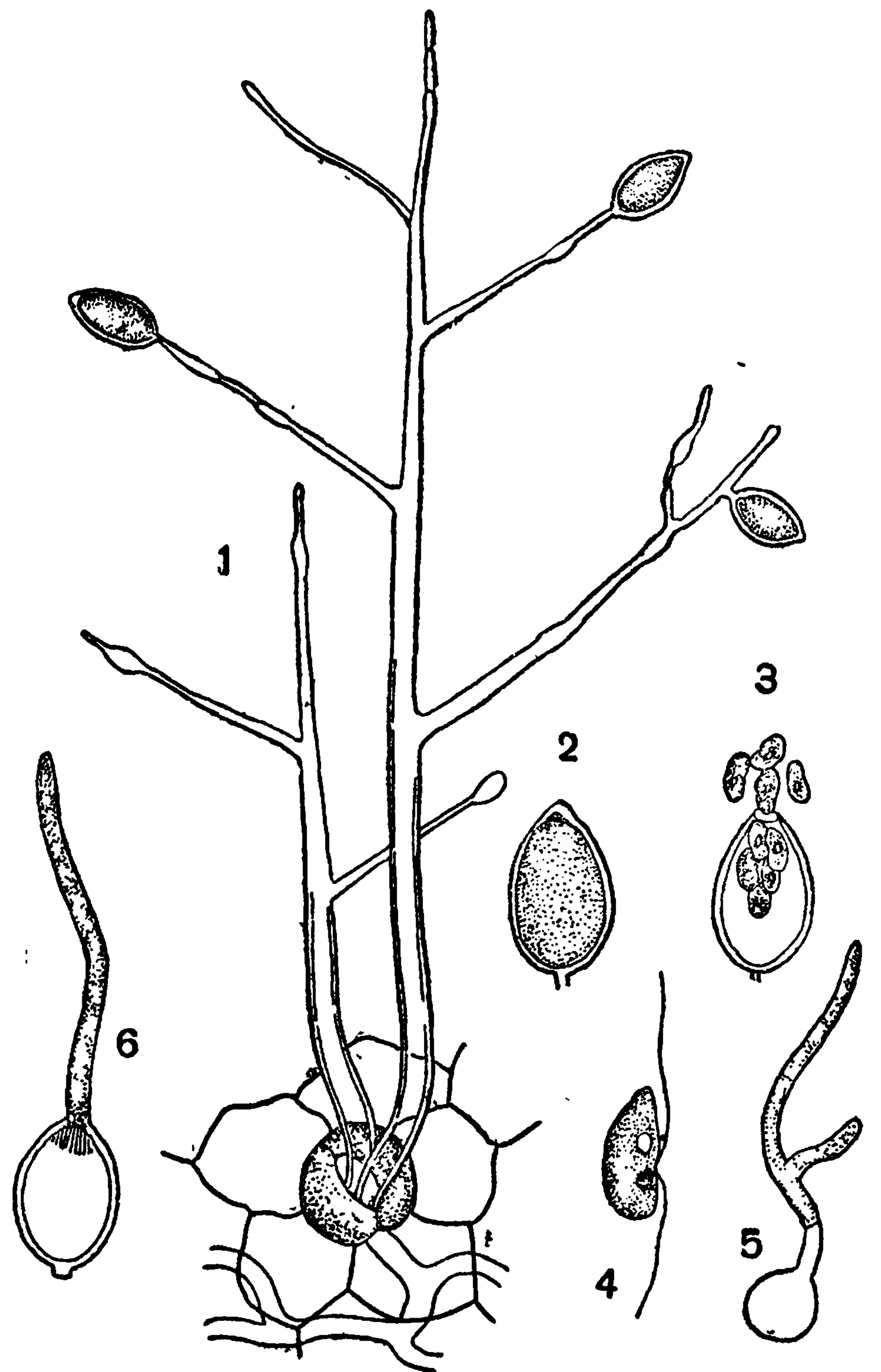


Рис. 118. Phytophthora infestans: *1*—спорангиеносцы (конидиеносцы), высовывающиеся через устьице листа, *2* — спорангий (конидия), *3* — прорастание спорангия зооспорами (более обычный тип); *4* — зооспора; *5* — прорастание ее; *6* — прорастание спорангия вегетативно.

В роде Blepharospora известен только один вид, Bl. cambivora, которая паразитирует на корнях каштана, где вызывает отмирание и почернение камбия (чернильная болезнь каштана).

Из рода Phytophthora наиболее важным и известным представителем нужно счесть картофельный гриб, Ph. infestans, возбудитель распространеннейшего заболевания картофельного растения, где он может поражать как ботву, так и клубни. Многоядерный, лишенный перегородок мицелий этого гриба развивается эндофитно внутри ткани питающего растения, проходя там преимущественно межклетно, а иногда и через самые клетки, но не образуя типичных гаусторий. Пронизанные им ткани быстро отмирают. В качестве особых ветвей этого эндофитного мицелия образуются спорангиеносцы, которые высовываются через устьица наружу и на концах своих развивают спорангии в виде довольно крупных лимонообразных тел. Образованием конечного спорангия рост спорангиеносца не заканчивается, и он может давать или боковую ветвь, сдвигающую в сторону первый спорангий и т. д. (симподиальное ветвление), или после отпадения его продолжает свой рост в том же направлении, образуя новые споран-

гии (рис. 118, *1*). Прорастание отпавшего спорангия происходит в капле воды, всего чаще зооспорами, выходящими из него без образования пузыря, наблюдаемого у Pythium (рис. 118, *3*). Зооспоры некоторое время двигаются в капле воды, затем останавливаются, одеваются оболочкой и прорастают в гифу, которая внедряется внутрь листа через устьице или прямо сквозь эпидермис, а на клубнях картофеля преимущественно через чечевички. Там она развивается в эндофитный мицелий. Спорангии, находящиеся не в воде, а только во влажном воздухе или при температуре выше 24°, или просто перезрелые, прорастают, как конидии, развивая прямо гифу, внедряющуюся в ткань растения (рис. 118, *6*).

В отличие от других паразитных Peronosporales, Phytophthora infestans не образует половых органов и ооспор внутри ткани питающего растения[1]. Так как спорангии (конидии) здесь, как и у других пероноспоровых, быстро (в несколько дней) теряют свою всхожесть, то встает вопрос о сохранении гриба из года в год. Согласно исследованиям в этом направлении Brüyn (1922), Murphy (1927) и др., это может происходить следующим образом. Во-первых, мицелий гриба может зимовать в клубнях. Если они затем используются следующей весной в качестве посевного материала, то из них могут развиваться зараженные побеги. При достижении ими известной стадии зрелости содержащийся в них мицелий приходит в некоторых участках листьев в состояние большей активности и вызывает отмирание тканей.

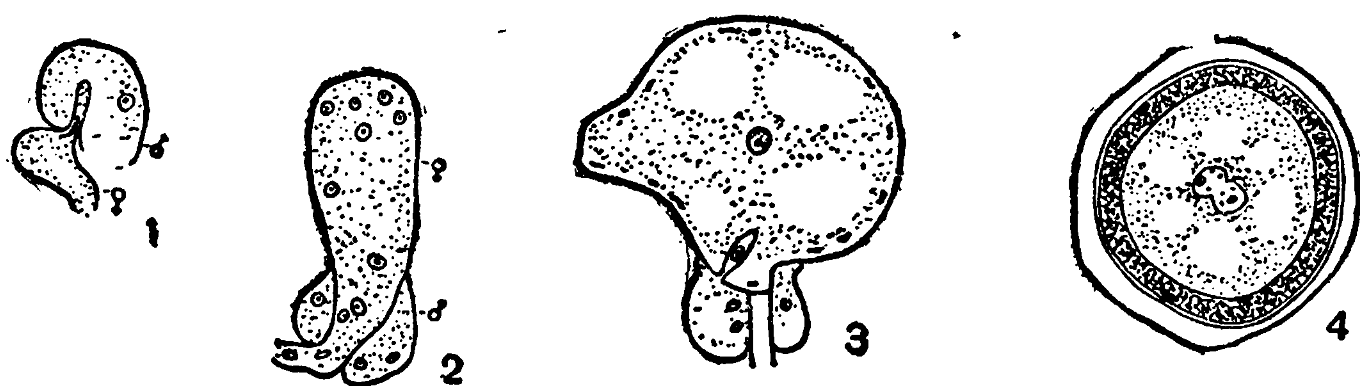


Рис. 119. Phytophthora erythroseptica, развитие половых органов: *1* и *2* — прорастание зачатка оогония сквозь антеридий; *3* — готовый оогоний с амфигинным антеридием и оплодотворяющим отростком (снизу); *4* — почти зрелая ооспора с сливающимися ядрами.

Таким образом появляется первичное пятно заболевания. Образующиеся на нем спорангии распространяют заражение на другие листья и растения. Такой способ сохранения гриба, повидимому, не имеет большого значения, так как в опытах с посадкой заведомо зараженных клубней последние в большинстве случаев или совсем не прорастали, или развивали непораженные растения. Большее значение имеет первичное заражение растений из почвы, где мицелий может существовать сапрофитно и развивать там ооспоры и геммы, сохраняющиеся в течение зимнего периода. Клубни заражаются преимущественно за счет этого почвенного мицелия, а затем также за счет тех спорангиев, которые заносятся в более глубокие слои почвы водой или низшими животными. Что же касается листьев, то первичное заражение их происходит главным образом за счет спорангиев, образуемых на поверхности почвы находящимся там сапрофитным мицелием. Ооспоры Ph. infestans получены в чистых культурах в сапрофитных условиях (Клинтон, 1904—1910; Джонс, 1909—1912; Петибридж, 1913—1914) однако подробностей их образования и прорастания проследить не удалось. Murphy (1918) это сделал для близкого вида, Ph. etythroseptica, паразитирующего также на картофеле. Развитие половых органов его происходит здесь следующим образом. Сначала залагается антеридий в виде толстого бокового выроста гифы. Затем из рядом лежащей гифы того же мицелия образуется зачаток оогония в виде более тонкого выроста; он прорастает сквозь антеридий и вздувается затем на конце в шаровидное тело (рис. 119, *2*). Таким образом, оогоний в готовом состоянии

[1] По указаниям Эриксона половые органы Ph. infestans образуются в первичных пятнах заболевания в листе, и ооспоры сейчас же прорастают на месте образования. Однако это указание, судя по всему, является ошибочным, тем более, что позднее были обнаружены ооспоры этого гриба вне питающего растения в сапрофитной культуре, и они, как и полагается, имеют характер покоящихся спор.

окружен у основания как бы воротником, образованным антеридием (так называемый амфигинный антеридий; рис. 119, *3*). Внутренние процессы развития половых органов напоминают Peronospora. Здесь также имеет место одновременное деление ядер в оогонии и антеридии. Яйцо получает только одно ядро, а остальные дегенерируют в периплазме. Также и в антеридии дегенерируют все ядра, кроме одного, которое затем переходит через оплодотворяющий отросток в яйцо. Слияние его с женским ядром происходит позднее, когда ооспора одета уже толстой многослойной оболочкой (рис. 119, *4*). После периода покоя ооспора прорастает, развиваясь или прямо в мицелий, или образуя короткую нить с конидией (спорангием) на конце.

Как важнейший вредитель картофельной культуры Phytophthora infestans очень много изучалась как с фитопатологической, так и с микологической стороны. Грибок этот родом из Америки и завезен в 30-х годах прошлого столетия в Европу, где и начал производить опустошения значительно более сильные, чем у себя на родине (ср. стр. 136). Первое массовое развитие его зарегистрировано в 1845 г., когда погибла значительная часть урожая картофеля. Особенно остро это было в Ирландии, где настал даже настоящий голод, что вызвало значительное уменьшение населения этой страны отчасти от прямой гибели, отчасти от массовой эмиграции. С тех пор от времени до времени болезнь картофеля вспыхивает с новой силой, особенно в странах с сырым климатом. У нас в СССР эта болезнь распространена особенно в Ленинградской области, Белоруссии, Московской, Ивановской и Горьковской областях. За истекший период XX столетия у нас было здесь около 10 больших вспышек этой болезни, причем только в 1918/19 г. в центральной части нашего Союза от нее погибло больше 100 миллионов пудов картофеля. В более южных областях она распространена менее сильно, вероятно, в связи с большей сухостью климата. Значение заболевания не только в том, что вследствие преждевременного отмирания ботвы картофеля снижается урожай клубней, но еще больше в том, что заражаются и самые клубни. При этом они теряют в своих пищевых качествах, а кроме того, подвергаются усиленному гниению во время зимнего хранения.

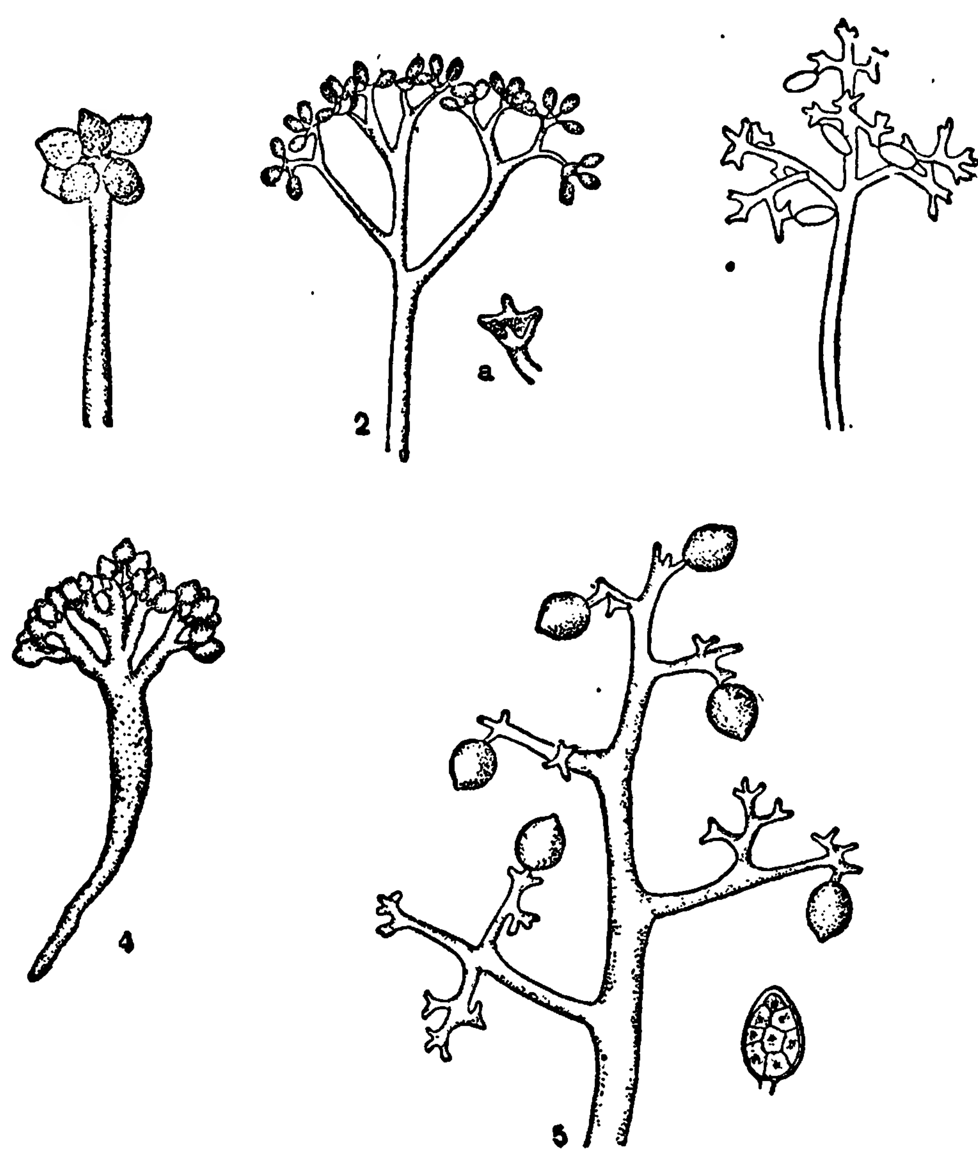


Рис. 120. Строение конидиеносцев Peronosporaceae: *1* — Basidiophora; *2* — Bremia, *a* — конечное разветвление; *3* — Peronospora; *4* — Sclerospora; *5* — Plasmopara.

Основное мероприятие против этого важнейшего заболевания картофеля — выведение новых сортов, стойких против фитофторы. В этом направлении селекция уже имеет некоторые достижения. В частности, у нас в Картофельном институте получен стойкий сорт путем скрещивания картофеля с диким американским Solanum demissum. При дальнейшей работе в этом направлении приходится учитывать наличие физиологических рас у Phytophthora infestans. Они недавно здесь обнаружены и отличаются по отношению к различным сортам картофеля.

Phytophthora infestans, как и другие Pythiaceae, не является обязательным паразитом и поддается культуре в сапрофитных условиях. Однако все-таки у нее довольно резко выражен паразитный характер, так что в культуре она оказывается значительно менее приспособляющейся к различным источникам питания, реакции среды и пр., чем, например, близкий систематически

вид, но менее специализированный как паразит, Pythium debaryanum. Хорошей средой для сапрофитного роста, Phytophthora infestans может быть, например, агаризированная вытяжка овсяной муки при PH 6,4—8.

Близко к названным Ph. infestans и Ph. erythroseptica стоит еще ряд видов, как Ph. terrestris на томатах, Ph. cryptogea на картофеле и др. пасленовых. Они, как и ряд других видов (Ph. phaseoli, Ph. parasitica, Ph. Faberi и др.), имеют такие же амфигинные антеридии. Другая серия видов, как Ph. omnivora, Ph. nicotianae, Ph. syringae и некоторые другие, отличается тем, что их антеридии, как и у других Peronosporales прикладывают сбоку к оогонию (парагинные антеридии).

В заключение следует указать еще, что у некоторых тропических представителей рода Phytophthora обнаружены явления гетероталлизма. Таковы, например, Ph. Faberi, Ph. arecae и др. Любопытно, что в некоторых случаях отмечается, что разные полы связаны, повидимому, в своем паразитизме с разными видами растений-хозяев (Ashby, 1929; Gadd, 1929; Narasimhan, 1930). Если это правильно, то можно предположить, что здесь имеется не настоящая раздельнополость, а скорее наличие физиологических рас. Возможно, что у каждой из них в отдельности образование половых органов подавлено вследствие недостачи тех или иных веществ и т. п., а при комбинации двух различных рас они, взаимно пополняя друг друга, могут развить половые органы. Подобное явление наблюдается и у Phytophthora infestans, которая вообще с большим трудом образует ооспоры в культуре. При посеве вместе с ней другого вида,образующего ооспоры, начинает развивать их и Ph. infestans.

2. Сем. Peronosporaceae. В отличие от Pythiaceae, где были представлены преимущественно водные и при том сапрофитные или факультативные паразитные формы, в семействе Peronosporaceae имеются только облигатные паразиты на наземных, почти исключительно цветковых, растениях. В соответствии с высокой степенью приспособленности к паразитным условиям они отличаются обыкновенно узкой специализацией, а в некоторых случаях также способностью давать диффузное поражение растения, сохраняясь в виде мицелия в его зимующих органах и оттуда из года в год заражая вновь образующиеся побеги.

Мицелий у Peronosporaceae вполне эндофитный и идет по межклетникам, посылая в клетки специальные гаустории. Там же в межклетниках тканей хозяина развиваются на нем и половые органы.

Представители этого семейства классифицируются главным образом на основании строения спорангиеносцев, которые у всех располагаются на поверхности пораженного растения, выходя наружу через устьица. В отличие от Phytophthora их ветви здесь заканчивают свой рост при образовании на концах спорангиев. У рода Basidiophora спорангиеносцы не ветвятся и на вздутом конце на коротких стеригмах развивают головку спорангиев. У Sclerospora спорангиеносцы очень толстые с короткими толстыми ветвями, на концах которых образуется по одному спорангию. Кроме того, для этого рода характерно, что ооспоры у него срастаются с оболочкой оогония. У Plasmopara спорангиеносец сильно ветвится моноподиально, причем боковые ветви часто отходят приблизительно под прямым углом. У Peronospora и Bremia спорангиеносцы несколько раз ветвятся дихотомически, причем у последней конечные разветвления дланевидно расширены (рис 120, *1—5*). Кроме того, как особенность последних двух родов можно указать то, что их спорангии у Peronospora всегда, а у Bremia почти всегда прорастают вегетативно прямо в мицелий, причем у Bremia росток выходит из верхнего конца овального спорангия (или конидии), а у Peronospora — сбоку.

В нашей флоре наиболее распространенными и важными формами являются представители Plasmopara, Peronospora и Pseudoperonospora. Для рода Plasmopara, кроме вышеуказанного строения спорангиеносцев, довольно характерно прорастание спорангиев: они образуют или зооспоры, или все содержимое спорангия выходит наружу в виде голой протоплазменной массы, одевается

затем оболочкой и прорастает в нить (последний способ прорастания, известный впрочем не у всех видов, является основанием для родового названия: Plasmopara — рождающая плазму). Важнейший представитель этого рода — Plasmopara viticola, паразитирующая на винограде. Этот грибок занесен в Европу из Америки в 1878 г. и с тех пор распространился всюду в области культуры винограда, вызывая одну из наиболее важных болезней его, известную под именем милдью. Он поражает листья, усики и ягоды, а кроме того, грибница его может заходить в почки и ветви, где зимует. Спорангиеносцы выходят целыми пучками из устьиц и приносят обильные спорангии, которые переносятся на соседние растения, и таким образом гриб распространяется в течение лета. К осени в ткани пораженного органа образуются очень многочисленные ооспоры, опадающие затем вместе с листьями. Следующей весной, после сгнивания листьев, они прорастают, развивая каждая спорангиеносец с спорангиями на нем. Спорангии переносятся ветром на листья винограда, и выходящие из них зооспоры снова заражают листья.

Болезнь милдью, вызываемая Plasmopara viticola, имеет очень большое экономическое значение, так как губит в среднем до 20% урожая ягод, а кроме того ослабляет виноградную лозу. С ней борются предохранительным опрыскиванием растений бордосской жидкостью 2—3 раза за лето в сроки, устанавливаемые на основании учета метеорологических условий (повышенная температура и влажность способствуют образованию спор и заражению растения, а пониженная — задерживает или совсем останавливает эти процессы). Имеет также значение уборка осенью из виноградника опавших листьев, так как в них могут содержаться зимующие ооспоры.

Из других видов Plasmopara у нас часто встречаются: Pl. nivea — на зонтичных, Pl. pygmaea — на лютиковых, Pl. pusilla — на гераниевых и др.

Род Peronospora наиболее обширный среди всех Peronosporaceae и насчитывает около 200 видов, из которых многие очень широко распространены [1]. Вместе с тем он наиболее далеко ушел в приспособлении к паразитизму в наземных условиях существования, что́ выражается в утрате зооспор и превращении спорангия в конидию.

В качестве первого и наиболее обычного представителя рода Peronospora можно взять Per. parasitica, очень обычную у нас на различных крестоцветных, особенно на Capsella, где она часто дает совместное заражение вместе с другим пероноспоровым грибом, Albugo candida. Этот вид, считавшийся раньше типичным примером плюриворных паразитов, для которого указывалось свыше 100 хозяев из крестоцветных, в настоящее время, согласно исследованиям Gäumann (1918) разбивается на значительное количество (57) более мелких морфолого-биологических видов, каждый с узкой специализацией. Среди них наибольшее практическое значение имеет форма Brassicae, паразитирующая на капусте. Из других видов Peronospora можно указать еще на Per. hiemalis, очень обычную у нас на лютиках. Ее мицелий может проникать в корневище растения, зимует там и диффузно заражает вырастающие из него весной побеги, так что листья с нижней стороны оказываются сплошь волосистыми от выходящих через устьица многочисленных конидиеносцев.

Сходное развитие имеет Per. Schleideni — важный паразит лука. Ее мицелий сохраняется в луковице и оттуда заражает развивающиеся весной листья. Также имеют известное практическое значение: Per. Schachtii — на свекле, Per. arborescens — на маке, Per. trifolii — на клеверах, тоже разбитая Gäumann на несколько более мелких видов.

Род Pseudoperonospora занимает промежуточное положение между Plasmopara и Peronospora: по способу прорастания спорангиев он сходен с первой, а по ветвлению спорангиеносцев — со второй (поэтому его называют также Pseudoplasmopara, или Peronoplasmopara). Из небольшого числа относящихся

---

[1] Некоторые (например Ячевский) насчитывают здесь даже около 300 видов, но при этом возводят в ранг вида такие формы, которые другими считаются только специализированными расами (наследственно постоянными).

сюда видов имеют большое значение два: 1) Pseudoperonospora cubensis — паразит на листьях огурцов, вызывающий их преждевременное отмирание; 2) Pseudoperonospora humuli — весьма важный паразит хмеля, поражающий нередко целые побеги этого растения. Этот паразит родом из Японии и недавно завезен в Европу, где вызывает сейчас значительные опустошения в культурах хмеля. У нас он распространен преимущественно в Ленинградской области и на Северном Кавказе.

Из рода Bremia наиболее известным и важным является B. lactúcae на различных сложноцветных, особенно на салате. Эта форма разделяется сейчас на ряд узко специализированных морфолого-биологических видов (Schweitzer, 1919).

Из рода Sclerospora в нашей флоре встречается S. graminicola на различных злаках и некоторые другие; из рода Basidiophora — один вид B. entospora на Erigeron и некоторых других сложноцветных.

3. **Сем. Albuginaceae.** По характеру паразитизма и распространению мицелия это семейство сходно с предыдущим (Peronosporaceae), но отличается тем, что здесь и органы бесполого размножения образуются внутри субстрата, прикрытые эпидермисом хозяина, и освобождаются при созревании лишь вследствие разрыва его. Сюда относится только один род Albugo (или Cystopus), приблизительно с 30 видами.

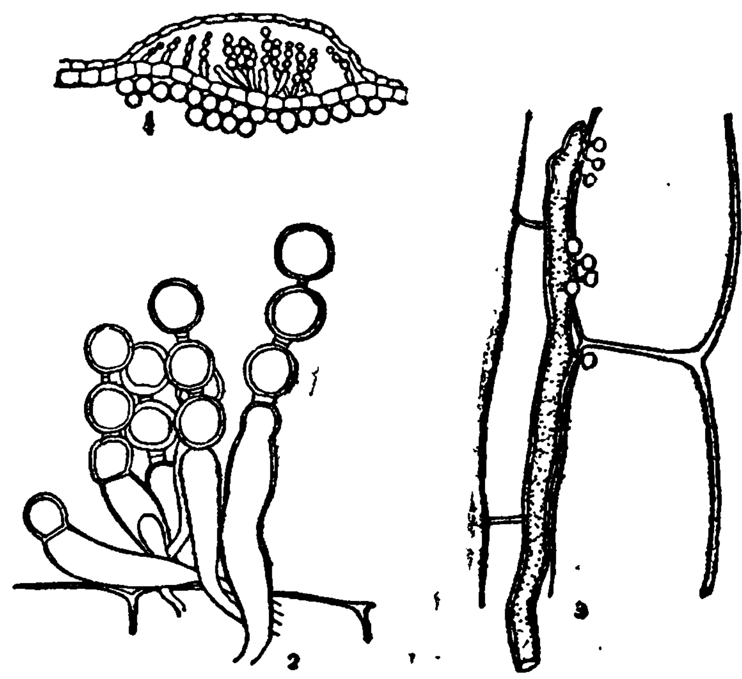


Рис. 121. Albugo candida: *1* — цепочки конидий (спорангиев) под эпидермисом хозяина, *2* — то же, сильно увеличено, *3* — межклетная гифа с гаусториями.

Развитие органов бесполого размножения, особенно характерных для данной группы, происходит следующим образом. Эндофитный межклетный мицелий дает в известных местах особенно обильные разветвления, концы которых подходят снизу к эпидермису и, вздуваясь булавовидно, располагаются здесь довольно тесным слоем. Эти вздутые концы гиф, имеющие кеглевидную форму и сильно утолщенные боковые стенки, представляют спорангиеносцы. На их верхушках развиваются цепочками в базипетальном направлении спорангии и приподнимают своим давлением эпидермис (рис. 121, *1*; о строении цепочки, ее дизъюнкторах см. также выше, стр. 119). В результате на поверхности растения появляются как бы нарывчики белого цвета, где сквозь приподнятую прозрачную пленку эпидермиса просвечивает белая масса спорангиев. Наконец, эпидермис лопается, и спорангии освобождаются. Они прорастают зооспорами. Половые органы развиваются внутри ткани. Образовавшиеся ооспоры освобождаются после ее сгнивания и прорастают также зооспорами (о цитологии половых органов см. выше, стр. 203).

В качестве наиболее обычного представителя Albugo можно указать A. candida, паразитирующего на ряде крестоцветных, особенно часто на Capsella. Он заражает только молодые проростки, но не оказывает на них вначале губительного действия, так что они развиваются как бы в нормальные растения. Затем на их стеблях, листьях, плодах и т. п. появляются искривления и гипертрофии тканей, и микроскопическое исследование показывает в этих местах особенно обильное развитие межклетного мицелия с маленькими гаусториями (рис. 121, *3*). Вскоре на этих местах начинают развиваться органы бесполого размножения и появляются описанные выше нарывчики. Таким образом, по существу A. candida дает на Capsella общее диффузное поражение, хотя внешние проявления его в виде гипертрофий и нарывчиков расположены как бы независимо друг от друга. Более ясно выступает их связь у A. tragopogonis на различных сложноцветных. Здесь нередко белые нарывчики, вызванные грибком, сплошь усеивают листья всего побега. Из других видов Albugo можно указать A. bliti на Amaranthus, A. portulacae на Portulaca и др. Некоторое практическое

значение имеет A. candida, поражающий иногда разводимые крестоцветные (капуста и др.) и вызывающий так называемую «белую ржавчину» их.

Филогенез оомицетов

Выше (стр. 165—166) было указано на различие мнений относительно происхождения Oomycetes в целом: одни выводят их из зеленых водорослей, другие сближают с архимицетами. Стоя на второй точке зрения, мы можем представить здесь филогенетические отношения следующим образом.

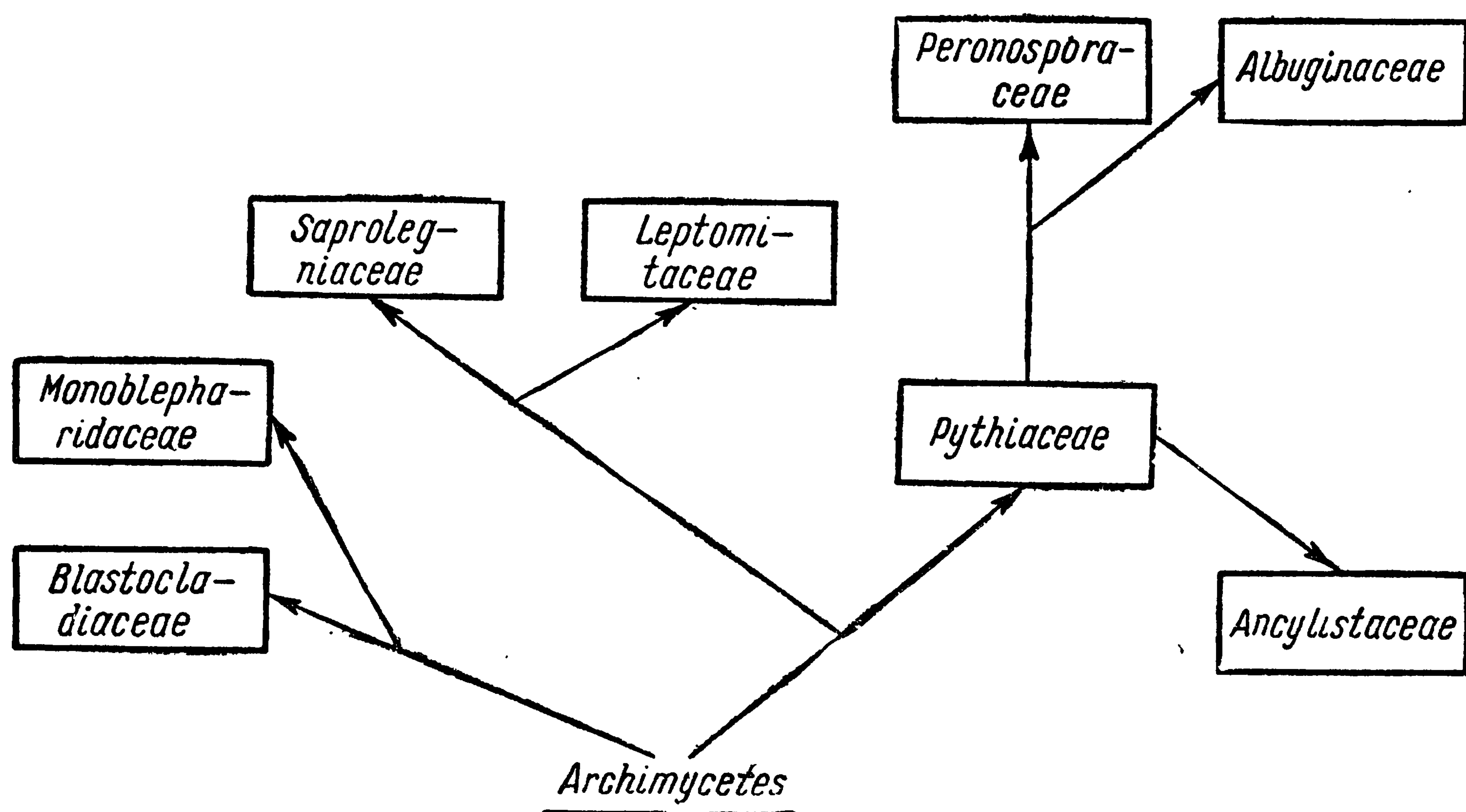
Порядок Monoblepharidales с его одножгутиковыми зооспорами примыкает к микохитридиевым как дальнейшая ступень прогрессивной эволюции последних. Особенно выпукло выступает эта связь между Blastocladiaceae и Macrochytrium: на нее указывает не только одинаковое строение зооспор, но и чрезвычайно сходное строение таллома. Что же касается другого относящегося сюда семейства, Monoblepharidaceae, то как по сложению нитчатого таллома, так и особенно по форме полового процесса, они напоминают некоторые зеленые водоросли, в частности Oedogonium. Это дает основание для сторонников учения о полифилетическом происхождении грибов из разных групп водорослей видеть здесь хороший пример, подтверждающий это учение, и выводить Monoblepharis прямо из Oedogonium или близких к нему форм. Однако необходимо указать на имеющиеся здесь очень существенные черты различия. Они заключаются в первую очередь в строении подвижных клеток (зооспор и сперматозоидов), которые у Monoblepharis совершенно сходны с тем, что имеется у микохитридиевых, и каких нигде не имеется у зеленых водорослей. С другой стороны, немалое значение имеет неклеточное строение таллома Monoblepharis, тогда как у Oedogonium он сложен из одноядерных клеток. Поэтому известное сходство между Monoblepharis и Oedogonium вернее рассматривать как внешнее и притом далеко не полное совпадение. При этих условиях истинное положение Monoblepharidaceae может рассматриваться в качестве дальнейшей прогрессивной ветви ряда, Macrochytrium→Blastocladia, при том ветви несколько уклонившейся в своей эволюции в сторону Saprolegniaceae, с которыми их сближает одинаковый образ жизни и сходное строение таллома.

Другой ряд оомицетов (Ancylistales, Saprolegniales, Peronosporales) характеризуется двужгутиковыми зооспорами. Связи с архимицетами здесь далеко не так ясны, как у Monoblepharidales, и некоторыми совсем отрицаются главным образом на основании различий в строении зооспор. Однако нужно вспомнить, что и у архимицетов (сем. Woroninaceae) также имеются двужгутиковые зооспоры. Правда, их нет у высших форм, как микохитридиевые, но возможно, что промежуточные связующие группы в двужгутиковом ряду вымерли. Поэтому возможно допустить, что и двужгутиковые оомицеты связываются филогенетически с архимицетами, хотя необходимо признать, что эта связь не такая непосредственная, как в одножгутиковом ряду. Ширина имеющегося здесь разрыва может быть различной в зависимости от положения Ancylistales, которое толкуется различно. Одни авторы видят в них редуцированные формы, берущие начало от низших Peronosporales (Pythium и др.), другие же рассматривают их как примитивные, стоящие в начале эволюционного ряда двужгутиковых оомицетов и в этом отношении занимающие такое же положение, какое в одножгутиковом ряду имеют Blastocladiaceae. Конечно, в последнем случае упомянутый разрыв сокращается, так как Ancylistaceae по общему сложению таллома и образу жизни в качестве внутриклетных паразитов значительно напоминают микохитридиевых. Как пример здесь можно привести Ectrogella, паразитирующую на диатомовых. По двужгутиковым зооспорам она относится к Ancylistaceae, по остальным же чертам организации сближается с микохитридиевыми.

Однако указанный вопрос о положении Ancylistales сейчас не может быть решен окончательно. Пожалуй, более вероятным нужно признать первое мнение (редуцированные формы), так как трудно предположить, чтобы дальнейшая эволюция оомицетов (в том числе и сапрофитных), с их довольно мощно раз-

витым талломом, брала начало от таких специализированных внутриклетных паразитов, какими являются Ancylistaceae.

Поэтому среди известных в настоящее время двужгутиковых оомицетов в качестве начальных для эволюции всего ряда приходится брать низших Peronosporales, таких как Pythium и др., которые в общем не так уж далеко по высоте своей организации ушли от того уровня, какой имеется у архимицетов. От них в качестве прямого прогрессивного ряда идут и другие Peronosporales, которые эволюционировали в общем в сторону приспособления к наземным и вместе с тем паразитным условиям существования (семейства Peronosporaceae и Albuginaceae). С другой стороны, от Pythium и др. в качестве редуцированного ряда, возможно, отходят Ancylistales, так что их сходство с микохитридиевыми может быть объяснено как конвергенция на почве сходных условий существования (те и другие внутриклетные паразиты преимущественно водорослей). Наконец, порядок Saprolegniales представляет второй прогрессивный ряд, который, в отличие от Peronosporales, эволюционировал на почве сапрофитных и вместе с тем водных условий существования. Из двух семейств, слагающих этот порядок, Saprolegniaceae кажутся более простыми по общей диференцировке таллома, а Leptomitaceae — более специализированными. Однако, с другой стороны, Leptomitaceae более сближаются с Peronosporales в том числе и с Pythium по строению оогониев—с одним яйцом и периплазмой около него. Поэтому допустимо, что Leptomitaceae стоят ближе к исходному центру (Pythiaceae), а Saprolegniaceae более уклонились от него. Имеющееся сходство в общем расчленении таллома между Leptomitaceae и Blastocladiaceae, вероятно, не имеет филогенетического значения и представляет конвергенцию. Принятые здесь филогенетические соотношения оомицетов могут быть иллюстрированы следующей схемой:



ЛИТЕРАТУРА К ПОДКЛАССУ OOMYCETES

Arens, 1929. Untersuch. ü. Keimung und Cytologie der Oosporen von Plasmopara viticola. Jahrb. f. w. Bot. B. 70.

Ashby, 1929. Strains and taxonomy of Phytophthora palmivora. Trans. Brit. Mycol. Soc., v. 14.

Bruyn H., 1922. The saprophytic Life of Phytophthora in the Soil. Medel. v. Landbouwhoodschul Wageningen.

Bruyn H., 1923. Oospores of Phyt. infestans. Rep. Intern. Congr. Phytopath. Holland, Wageningen.

Carlson, 1929. Gametogenesis and Fertilisation in Achlya racemosa. Ann. of. Bot., v. 43.
Couch, 1926. Heterothallism in Dictyuchus. Ann. of Bot., v. 40.
Crosier, 1933. Culture of Phytophthora infestans. Phytopath., v. 33.
Дорохова, 1938. Культура фитофторы в сапрофитных условиях. Тр. И-та Физ. р. А. Н., т. I.
Дорохова, 1938. К физиологии Phytophthora infestans и Pythium de Baryanum. Рукопись. Диссертация на степень кандидата.
Dufrenoy, 1926. La vie parasitaire et la vie saprophytique des Phytophthorées. Rev. gén. Sci. pures et appliquées, N 5.
Dufrenoy, 1926. La maladie d'encre des Chatainiers. Rev. gén. Sci. pures et appliquées, N 17—18.
Fischer, 1892. Saprolegniacae, Peronosporaceae. Rabenhorst, Krypt.-Flora, Bd. 1.
Fitzpatrick, 1930. The Lower Fungi.
Gadd, 1924. Phytophthora Faberi. Ann. Roy. Bot. Gard. Peradenia, v. 9.
Gäumann, 1918. Ü. d. Formen von Peronospora parasitica. Beih. bot. Zbl., I Abt, Bd. 35.
Gäumann, 1923. Beitr. zu einer Monographie der Gattung Peronospora. Beitr. z. Krypt.-Flora d. Schweiz, Bd. 5.
Ячевский, 1901. Микологическая флора Европ. и Азиатск. России. I Пероноспоровые. Мат. к познанию фауны и флоры Российской империи. Изд. М. О. Исп. Пр.
Jones, Holbert, Dickson, 1912. Investigations on... Phytophthora infestans. U. S. Dep. Agr. Bur. Plant Industrie, Bull. N 245.
Kanouse, 1927. A monographic study of... Blastocladiaceae, Leptomitaceae and Pythiomorphaceae. Amer. Journ. of Bot., v. 14.
Kauffman, 1908. A contribut. to the physiology of the Saprolegniaceae. Ann. of Bot., v. 22.
Kin Chou Tsang, 1929. Recherches cytologiques sur la famille des Peronosporées. Le Botaniste, v. 21.
Klebs, 1899. Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze, II. Saprolegnia. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 33.
Kniep, 1930. Ü. Generationswechsel von Allomyces. Zschr. f. Bot., Bd. 22.
Kniep, 1929. Allomyces javanicus, ein anisogamer Phycomycet. Ber. d. d. bot. Gesellsch. B. 47.
Курсанов, 1923. История и современное состояние изучения Phytophthora infestans. Тр. секции микологии Р. Б. О., т. I.
Laibach, 1927. Cytolog. Untersuch. ü. Monoblepharideen. Jahrb. f. w. Bot., B. 66.
Leonian, 1925. Physiological Studies in Phytophthora. Amer. Journ. Bot., v. 12.
Leonian, 1931. Heterothallism of Phytophthora. Phytopath., v. 21.
Lund, 1934. Studies on danish freshwather-Phycomycetes. Kgl. Danske Vidensk. Selst. Skr., Naturw. og Math.
Mackel, 1928. Z. Cytologie einiger Saprolegniaceen. Jahrb. f. w. Bot., B. 69.
Minden, 1912. Monoblepharidineae u. Saprolegniineae. Kryptog.-Flora Brandenburg, Bd. 5.
Minden, 1916. Beitr. z. Biologie und Systematik submerser Phycomyceten. Mycol. Untersuch. und Berichte, herausg. v. Falk, H. 2.
Murphy, 1927. The production of the resting spores of Phytophthora infestans. Proc. Dublin R. Soc., v. 18.
Narasimhan, 1930. Heterothallic strains of Phytophthora. Phytopath., v. 20.
Obel, 1910. Researches on the conditions of the forming of oogonia in Achlya colorata. Ann. mycolog., v. 8.
Pethybridge, 1913. On pure culture of Phytophthora infestans and the development of oospores. Sci. Proc. Dublin Soc., v. 13.
Разумов, 1935. О водном грибке Mucor sp., — Naematosporangium Nikitinskii Микробиология, т. 4, № 4.
Raper, 1936. Heterothallism in Achlya... Journ. of Elisha Mitchel Scientific Soc., v. 52, N 2.
Ростовцев, 1903. Материалы к познанию ложно-мучнеросных грибов (Peronosporaceae). Изв. Моск. с.-х. института, кн. 1 и 4.
Schrader, 1938. Die Entwicklung von Traustotheca clavata. Flora, Bd. 32, H. 2.
Schweizer, 1918. Die kleinen Arten bei Bremia lactucae. Verh. d. schweiz. natur wiss. Gesellschaft.
Sorgel, 1937. Untersuch. ü. Generationswechsel von Allomyces. Ztschr. f. Bot., Bd. 31.
Sparrow, 1933. The Monoblepharidales. Ann. of Bot., v. 47.
Szymanek, 1927. Contibut. à l'étude du Phytophthora infestans. Ann. des Epiphytes.
Wartenweiler, 1918. Beitr. z. Systematik u. Biologie einiger Plasmopara-Arten. Ann. mycolog, v. 16.
Wilson, 1907—1918. Studies in North American Peronosporales. Ряд статей под этим заглавием в Bull. Torrey bot. Club, v. 34 u 35; Mycologia, v. 6 u 10.
Woronin, 1904. Beitrag z. Kenntniss der Monoblepharideen. Mém. Acad. Sci. St. Petersbourg, VIII Serie, v. 16.

2. Подкласс Zygomycetes

Зигомицетов известно более 400 видов, почти исключительно наземных сапрофитных форм. Очень немногие вторично приспособлены к водному существованию, несколько большее число — к паразитной жизни, притом большей частью на животных.

В соответствии с приспособленностью к наземной жизни все зигомицеты совершенно лишены подвижных стадий — зооспор. Этим так же, как и формой полового процесса, они резко отграничиваются от оомицетов. Имеется и некоторая химическая разница между этими подклассами: у зигомицетов впервые появляется хитин в оболочках, который далее представлен и у высших, также в основном наземных, грибов. У зигомицетов хитин находится в оболочках главным образом вместе с пектиновыми веществами и редко вместе с целлюлозой.

Как показывает название, зигомицеты характеризуются прежде всего способом полового процесса, называемым зигогамией (см. стр. 38). Существенной чертой его является то, что сливающиеся в половом процессе две клетки, расположенные обыкновенно на концах гиф, лишены какой бы то ни было диференцировки содержимого на отдельные гаметы. Большей частью они при этом совершенно одинаковы (изогамия) и имеют каждая большое количество ядер. Поэтому их часто называют гаметангиями, так как, хотя они и не содержат диференцированных гамет, но каждое ядро может считаться соответствующим гамете. Иногда эти гаметангии, сливающиеся в половом процессе, несколько отличаются друг от друга и могут быть определены как мужской и женский. С другой стороны, у ряда форм наблюдается, что число ядер в гаметангиях уменьшается, доходя в конце концов до одного в каждом. Таким образом получаются гаметангии с одной гаметой. В результате полового слияния получается зигота, или зигоспора, имеющая характер покоящейся споры. Она образуется обыкновенно прямо на месте слияния двух гаметангиев и совершенно срастается с их оболочками, отличаясь этим от ооспоры оомицетов, которая, как было указано выше, свободно лежит в полости произведшей ее клетки (оогония). Зооспор у зигомицетов никогда не образуется, и бесполое размножение происходит при помощи спор, одетых оболочкой, — в одних случаях спорангиоспор, в других — конидий.

Подкласс зигомицетов может быть разделен на два следующих порядка:

1. Порядок Mucorales. Грибница хорошо развита, в типе— неклеточная; лишь иногда в более старых воздушных гифах появляются перегородки. Бесполое размножение—при посредстве спорангиоспор, развивающихся в спорангиях, приподнятых над субстратом на особых спорангиеносцах. У некоторых спорангии заменяются конидиями. Половой процесс — типичная зигогамия. Большинство — типичные, широко распространенные сапрофиты. Немногие — паразиты на других мукоровых или на высших позвоночных животных.

2. Порядок Entomophthorales. Грибница развита довольно слабо. В начале она одноклетная, но вскоре делается многоклетной или распадается на отдельные клетки. Бесполое размножение — только конидиями. Половой процесс — зигогамия; у многих вместо типичных зигоспор образуются без оплодотворения азигоспоры. Преимущественно — паразиты на насекомых, некоторые — кишечные паразиты позвоночных, а некоторые — паразиты растений.

1. ПОРЯДОК MUCORALES

В этом порядке известно более 300 видов почти исключительно сапрофитов. Немногие известные здесь паразиты паразитируют главным образом на других мукоровых. Многие мукоровые чрезвычайно широко распространены в качестве спутников человека в виде плесеней (головчатая плесень) на всевозможных, растительных преимущественно, субстратах: хлебе, вареньи, овощах, плодах и т. д. В естественной обстановке наиболее обычными местообитаниями их

являются экскременты травоядных животных и почва (см. стр. 141 и 145)[1]. Редко мукоровые встречаются в богатых органическими веществами водоемах (сточные воды). Они представлены там обыкновенно в виде стерильных мицелиев и образуют органы размножения только в воздухе.

Мицелий мукоровых состоит большею частью из бесцветных, сильно разветвленных, довольно толстых гиф, конечные разветвления которых обычно утончаются. Более специализированные пучки таких тонких, сильно разветвленных гиф носят название ризоидов. Они особенно развиты у Rhizopus и Absidia на их так называемых столонах, в месте их соприкосновения с субстратом (см. стр. 25 и рис. 22). Нормально мицелий у мукоровых не имеет перегородок, однако у значительного количества представителей они появляются в более старых частях и особенно в спороносных органах, например у Sporodinia. У Mucor racemosus и некоторых других наблюдается развитие перегородок и в молодых частях мицелия при культуре его погруженным в жидкость при недостаточной аэрации. В дальнейшем по этим перегородкам мицелий распадается на отдельные членики, или клетки, которые мы должны назвать по происхождению оидиями. Они здесь имеют шаровидную форму и размножаются далее почкованием, образуя так называемые мукоровые дрожжи (рис. 26, *2*). При перенесении на поверхность твердого субстрата они снова вырастают в мицелий.

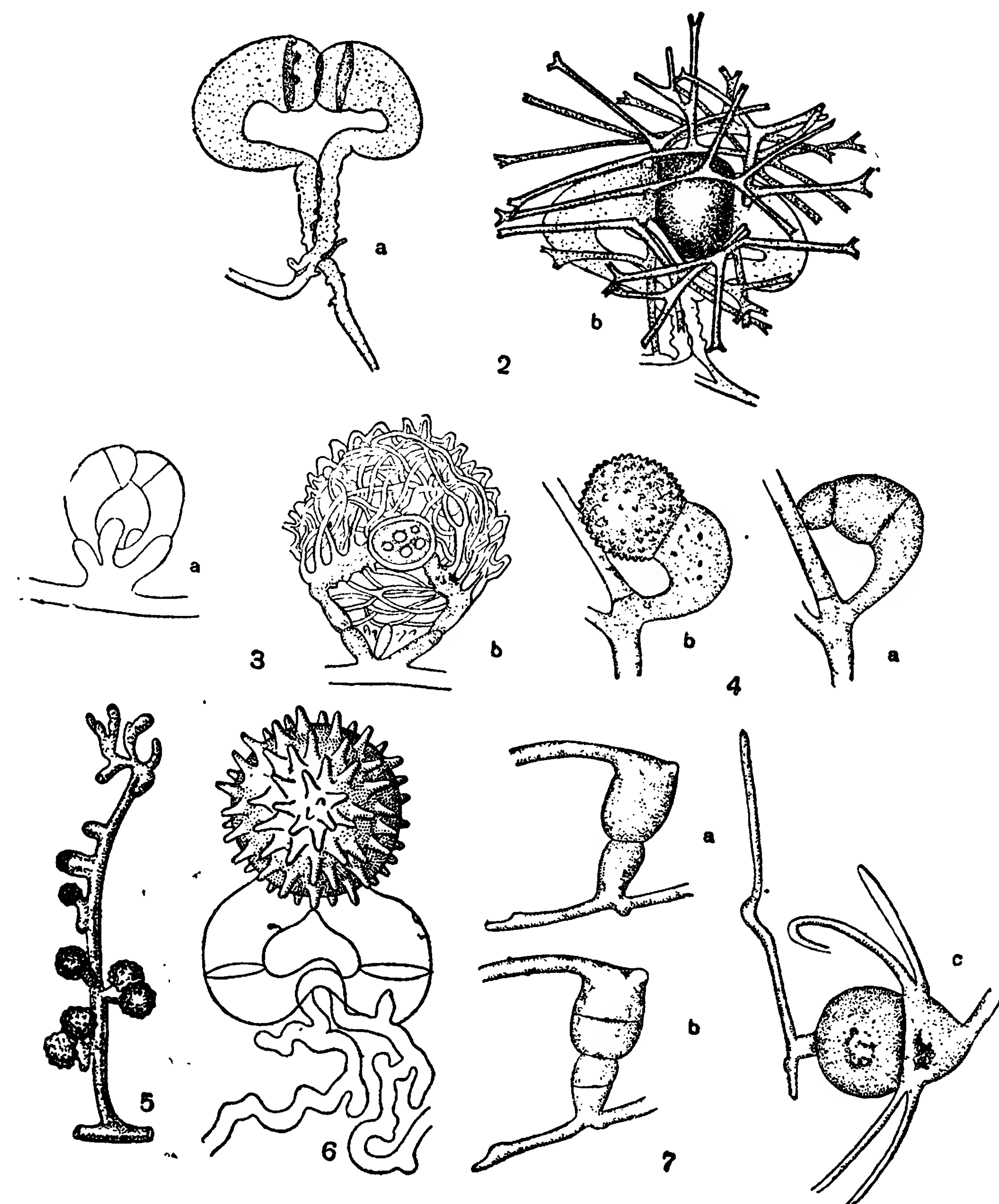


Рис. 122. Половой процесс у мукоровых: *2* — Phycomyces blakesleeanus: *a* — начало процесса, *b* — готовая зигота, окруженная шиповидными выростами суспензоров; *3* — Mortierella candelabrum, в *b* зигота окружена обверткой из гиф; *4* — Zygorrhynchus heterogamus; *5* — Mucor tenuis, азиготы; *6* — Piptocephalis freseniana; *7* — Absidia spinosa, выросты только на более крупном женском суспензоре (7, c).

Что касается полового воспроизведения мукоровых грибов, то, как известно, здесь впервые было обнаружено явление гетероталлизма (Blakeslee, 1904). В настоящее время с этой стороны изучено более 80 видов, и из них приблизительно $^3/_4$ оказались гетероталличными и $^1/_4$ гомоталличными. У гетероталличных форм, кроме нормальных (+) и (—) мицелиев, наблюдаются еще иногда нейтральные, которые не дают обычно копуляции ни с (+), ни с (—). Выше (стр. 60) было указано на экспериментальное получение таких ней-

[1] Культуру мукоровых грибов очень легко получить, поместив свежий конский навоз под колпаком на тарелке. Обыкновенно уже через 3—4 дня появляется обильная флора мукоровых.

тральных мицелиев у Phycomyces путем смешения протопластов того и другого пола. Однако, кроме таких гетерокариотических мицелиев, отсутствие половой реакции наблюдается у многих рас, повидимому, просто в результате ослабления половой функции без всякого смешения разнородного ядерного материала. Можно думать, что такое ослабление довольно обычно и что им в значительной степени объясняется сравнительная редкость полового процесса у некоторых мукоровых. По форме половой процесс у мукоровых грибов представляет типичную зигогамию (рис. 122). Копуляция происходит между двумя укороченными и расширенными на концах ветвями, принадлежащими одному мицелию (у гомоталличных форм) или разным (у гетероталличных форм). Эти ветви на концах отделяют по многоядерной клетке, слиянием которых и формируется собственно зигота. В готовом состоянии она одета толстой бугристой или шиповатой оболочкой, один или два слоя которой окрашены в темнобурый, иногда почти черный цвет. Несущие ее копуляционные ветви называются подвесками, или суспензорами (рис. 122, *1*). У некоторых форм, как у Phycomyces или Absidia, из них развиваются особые шиповидные выросты, отчасти охватывающие зиготу (рис. 122, *2*, *7*). У Mortierella аналогичные выросты суспензоров вместе с ветвями прилежащих гиф образуют плотную многослойную обвертку около зиготы, так что в результате получается нечто вроде плодового тела (рис. 122, *3*). Копулирующие ветви и гаметангии на них у большинства представителей совершенно одинаковы, но у некоторых они показывают известные различия как в величине, так и в строении. Из гомоталличных форм такое различие в величине постоянно наблюдается, например, у представителей рода Zygorrhynchus (рис. 122, *4*). У гетероталличной Absidia spinosa сюда добавляется еще то, что только один более крупный суспензор несет выросты, окружающие зиготу, тогда как другой остается гладким (рис. 122, *7*). Такой же переход от типичной изогамии к гетерогамии намечается иногда по месту положения зиготы. У большинства форм она образуется прямо на месте двух слившихся клеток и лежит поэтому как раз между суспензорами; у других же она развивается из особого выроста, который у Piptocephalis, например, или у Pilobolus выходит как раз из средины копуляционной клетки (рис. 122, *6*), но у Syncephalis nodosa, где гаметангии очень вытянутые и спирально обвиваются друг около друга, зигота образуется в качестве выроста одного из них на довольно заметном расстоянии от места их слияния. В этом и других подобных случаях гетерогамии гаметангий, несущий зиготу, можно назвать женским в отличие от другого — мужского.

Что касается внутренних процессов, происходящих при копуляции, то здесь прежде всего надо отметить, что сливающиеся в половом процессе клетки всегда многоядерны. Они соответствуют не гаметам, а целым гаметангиям, и за их слиянием, вероятно, следует множественная кариогамия. В большинстве изученных случаев число ядер в каждом гаметангии весьма значительно, например у Sporodinia grandis больше 1000, и все они (или почти все) копулируют друг с другом. Однако у некоторых представителей наблюдается, что копулируют только некоторые ядра, а остальные отмирают. У Zygorhynchus Dangeardii наблюдается всего только два диплоидных копуляционных ядра в зиготе. Самые слияния ядер здесь часто весьма запаздывают, а у Phycomyces blakesleeanus ядра сливаются только при прорастании и даже, может быть, только в зародышевом спорангии. Зиготы прорастают только после периода покоя: при этом они набухают, наружные окрашенные слои оболочек лопаются, и из внутренних частей вырастает слабо ветвящаяся или совсем неветвящаяся нить, которая заканчивается зародышевым спорангием (рис. 34, *4*). Судя по тому, что образующиеся в нем споры оказываются неодинаковыми в генетическом отношении, надо полагать, что здесь происходит редукционное деление копуляционных ядер, перешедших сюда из зиготы (или, может быть, только одного из них; см. стр. 51).

У некоторых мукоровых наряду с нормальными зигоспорами образуются еще азиготы из одного только гаметангия. Появление их зависит иногда от внешних условий, например излишне высокой температуры, а также обычно

при попытках к гибридному оплодотворению [1]. Наконец, некоторые виды (например Mucor tenuis и некоторые другие), повидимому, совсем утратили половой процесс и образуют только азиготы (рис. 122, *5*). Цитологические процессы при образовании азигот, равно как и их прорастание, до сих пор неизвестны.

Органы бесполого размножения у мукоровых в наиболее типичных случаях представлены спорангиями. Они образуются только вне субстрата в воздухе на концах особых спорангиеносцев, или прямо растущих кверху, или приподнимающихся (см. стр. 31, тропизмы органов спороношения). При развитии спорангия кончик спорангиеносца шаровидно вздувается, и затем у основания его залагается перегородка, идущая большею частью не прямо поперек, а изгибаясь куполообразно кверху по границе между более густой протоплазмой, собранной в верхней части вздутия (спороплазмой), и вакуолистым нижним участком. Эта куполовидная перегородка очерчивает так называемую колонку, представляющую как бы продолжение спорангиеносца, вдающееся в полость спорангия (рис. 123, *1*). Протоплазма, содержащаяся в спорангии, распадается затем на отдельные споры, число которых может достигать тысяч и даже десятков тысяч на один спорангий (у Phycomyces — около 70 тысяч). К этому времени оболочка спорангия претерпевает изменения своих физических и химических свойств. Первоначально в молодом спорангии она имеет такой же в общем характер, как и оболочка спорангиеносца или мицелия, и обладает достаточной прочностью. Затем по мере созревания в ней происходят изменения состава, по некоторым указаниям—превращение в каллезу, в результате чего оболочка теряет свою прочность; одновременно с этим на ее поверхности часто отлагается оксалат кальция в виде игольчатых кристаллов, придающих спорангию как бы тонко шиповатую структуру. Оболочка зрелого спорангия у многих форм расплывается от воды и даже от влажного воздуха (например от дыхания), и споры при этом освобождаются (рис. 123, *2*). Если это происходит при большой влажности, то находящаяся между спорами слизь (ее происхождение не ясно) взбухает и раздвигает споры друг от друга и вместе с тем выдвигает их из спорангия.

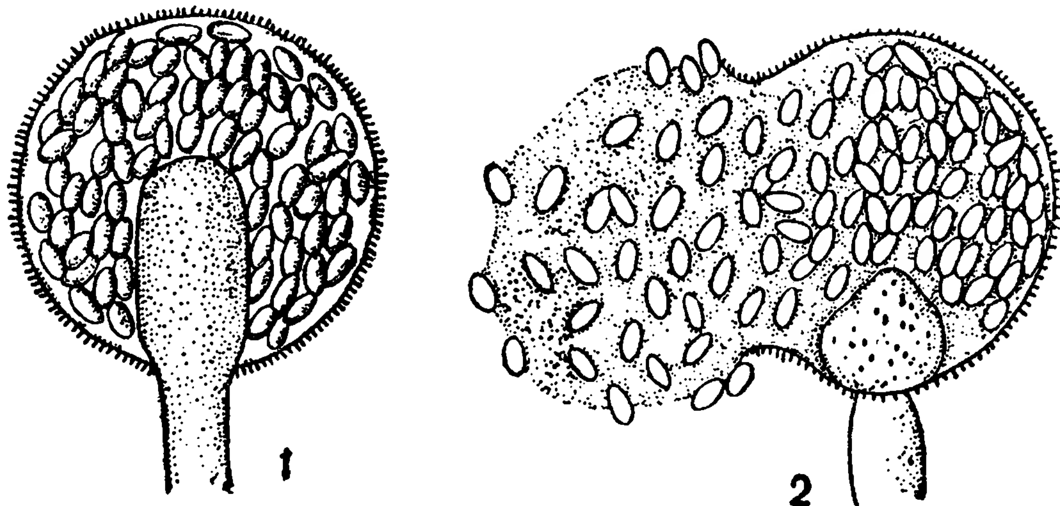


Рис. 123. Mucor mucedo: *1* — зрелый спорангий с колонкой, *2* — выпадение спор.


Рис. 124. Sporodinia grandis, разрез через спорангий с многоядерными спорами.

Указанное расплывание оболочки наблюдается не у всех видов. Даже там, где оно хорошо выражено (например у Mucor mucedo), обыкновенно самая нижняя часть оболочки сохраняет большую прочность и остается в виде воротничка у основания колонки. В других случаях, например у Mucor racemosus, оболочка спорангия не расплывается, а разрывается на кусочки. Наконец, у некоторых, как у Pilobolus, оболочка спорангия, повидимому, сильно кутинизирована и отличается значительной прочностью. Спорангий здесь не раскрывается, а в замкнутом виде отбрасывается от спорангиеносца развиваемым в нем тургорным давлением (рис. 60). Что касается самых спорангиоспор, то они круглые или овальные, большею частью бесцветные, иногда коричневатые или дымчатые. Оболочка их гладкая, реже имеет скульптурную поверхность (например исчерченность у Rhizopus).

---

[1] Однако в опытах Burgeff и особенно Saito и Naganishi удалось получить гибридные зиготы в ряде комбинаций (больше 10).

Значительный интерес представляет развитие спор в спорангии. Последний с самого начала содержит большое число клеточных ядер. В дальнейшем, когда протоплазма спорангия начинает распадаться на споры, процесс этот протекает неодинаково у разных представителей. У большинства исследованных форм протоплазма спорангия прямо распадается на многоядерные участки, которые затем округляются, одеваются оболочкой и превращаются в споры (рис. 124). У Circinella происходит распадение протоплазмы на одноядерные участки, так называемые протоспоры. Затем они еще разрастаются, делаются многоядерными и лишь тогда одеваются оболочкой, превращаясь в настоящие споры. У Pilobolus также залагаются сначала одноядерные протоспоры, но затем они не только разрастаются, но и делятся на несколько многоядерных участков, формирующихся в споры. Указанные различия, может быть, не лишены значения с точки зрения однородности или разнородности ядерного аппарата в спорах. Всюду они оказываются многоядерными, но, тогда как у Circinella и Pilobolus ядра их в недалеком прошлом сводятся на одно ядро протоспоры и по-

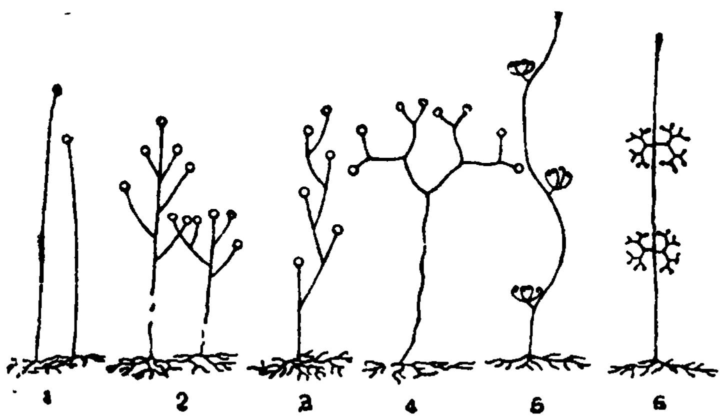


Рис. 125. Схемы ветвления спорангиеносцев у мукоровых: *1* — Monomucor (M. mucedo); *2* — Racemo-mucor (M. racemosus), *3* — Cymo-mucor (M. circinelloides), *4* — Sporodinia grandis, *5* — Circinella umbellata, *6* — Thamnidium elegans.

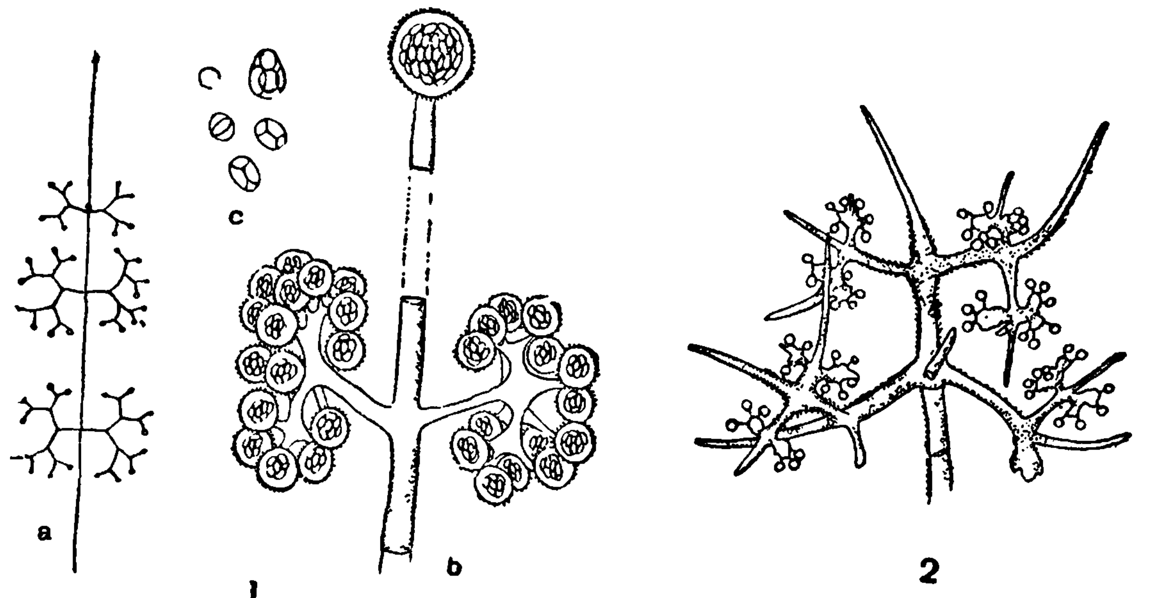


Рис. 126. *1* — Thamnidium elegans: *a* — характер ветвления, *b* — при большом увеличении конечный спорангий и боковые спорангиоли, *c* — опавшие спорангиоли; *2* — Chaetocladium Brefeldii — конидиеносец с конидиями.

тому могут рассматриваться как достаточно однородные, у остальных форм ядра в споре могут быть столь же разнородными, как во всем спорангии. Интересно, что в зародышевом спорангии, вырастающем из зиготы, развитие спор, поскольку это изучено до сих пор (у Phycomyces и Mucor), происходит несколько иначе. Именно, здесь споры залагаются одноядерными, аналогично протоспорам Circinella, но затем делаются многоядерными. Таким развитием особенно обеспечивается однородность ядерного аппарата в спорах зародышевого спорангия и, стало быть, их чистота в генетическом отношении. Поскольку дело касается наилучше изученного распределения половых признаков в самом деле споры зародышевого спорангия почти всегда оказываются «чистыми», или (+) или (—); лишь очень редко попадаются нейтральные, происходящие, вероятно, из случайно двуядерного зачатка, притом с неодинаковыми ядрами (см. стр. 51).

У целого ряда мукоровых вместо спорангиев, содержащих значительное количество спор в каждом, развиваются на сильно разветвленных спороносцах отдельные конидии. Этим понижается энергия размножения, но вместе с тем, может быть, лучше обеспечивается развитие в сухопутных условиях, так как конидия формируется весьма быстро и не требует, как спорангий, значительного времени (сутки и больше) для полного развития. В эволюции мукоровых можно проследить, как спорангии превращаются в конидии, причем это превращение идет несколькими путями. В группе, объединяемой в семейство Chaetocladiaceae, это превращение происходит путем уменьшения спорангия до односпорового образования. Здесь у Thamnidium, весьма обычного сапрофита на навозе, имеется два сорта спорангиев. Один, сидящий на конце главной оси спорангиеносца, и другие, развивающиеся на ее боковых коротких ветвях. Первый спорангий — крупный, многоспоровый, с колонкой.

Боковые спорангии, иначе называемые спорангиолями, — мелки, содержат около 10 и меньше спор и не имеют колонки (рис. 126, *1*). При неблагоприятных условиях главный спорангий совсем не развивается, а спорангиоли иногда уменьшают число спор до одной, т. е. биологически превращаются в конидию, хотя спора и не срастается здесь с оболочкой спорангиоля. Еще дальше дело пошло у Chaetocladium, часто встречающегося паразита на других мукоровых. Здесь на сильно разветвленных спороносных гифах образуются исключительно односпоровые спорангиоли, причем споры срастаются с оболочкой спорангиоля и сваливаются вместе с ней, т. е. превращаются в действительные конидии (рис. 126, *2*) [1]. В другом круге форм, объединяемом в семейство Choanephoraceae, спорангий заменяется конидиями в результате перенесения развития спор из внутренних его частей на поверхность. У Choanephora могут развиваться спорангии нормального строения с колонкой, и наряду с этим, при более обильном питании, на поверхности вздутого на конце спорангиеносца (кото-

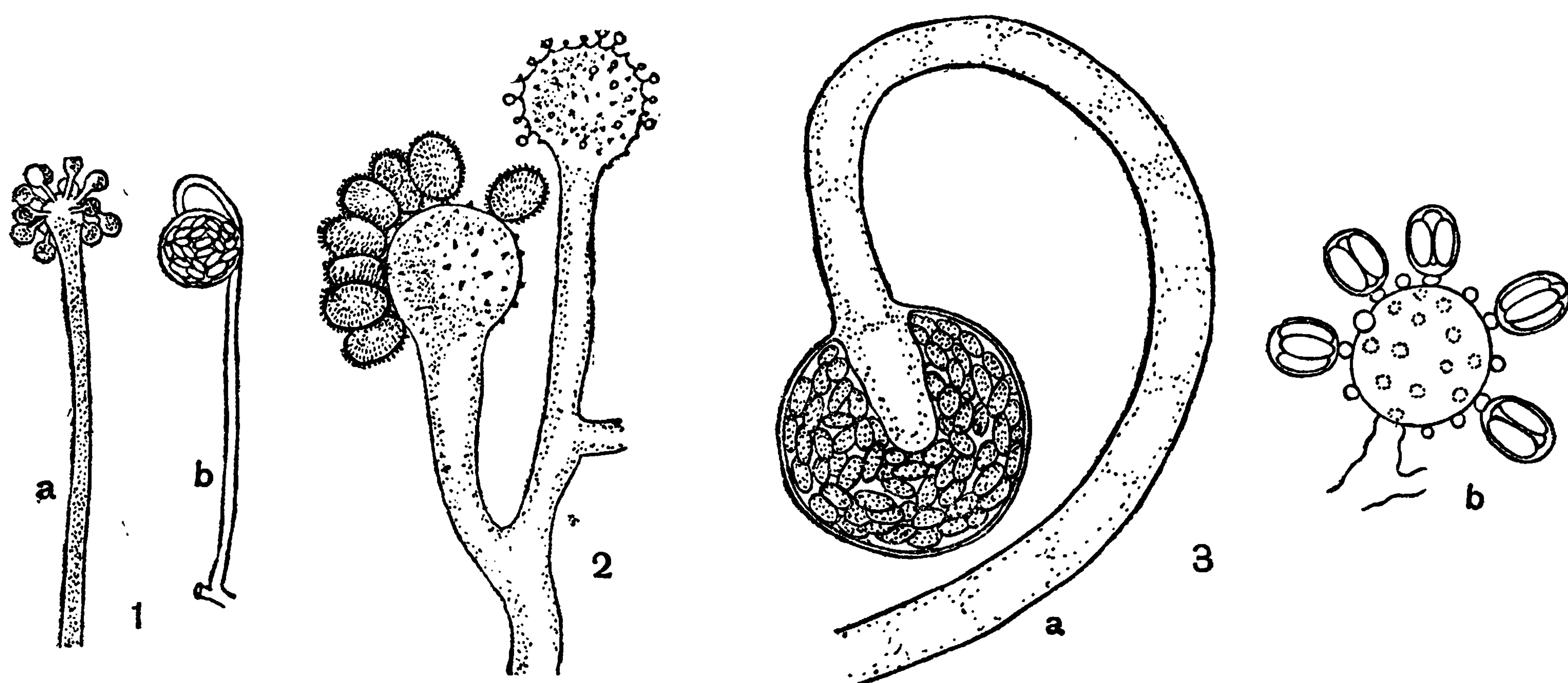


Рис. 127. *1* — Choanephora cucurbitarum: *a* — конидиеносец, *b* — спорангий; *2* — Cunninghamella echinulata, конидиеносец (типа Oedocephalum); *3* — Blakeslea trispora, *a* — нормальный спорангий, *b* — экзогенные спорангии.

рый при этом не отделяется перегородкой), появляются выпуклины, которые и развиваются в экзогенные споры (рис. 127, *1*). У Cunninghamella (рис. 127, *2*) имеется только это второе спороношение, причем начальные стадии в виде вздувающегося на конце спороносца совершенно соответствуют развитию спорангия (но не отделяются перегородкой). У Blakeslea имеются и нормальные спорангии и превращение их в экзогенные спороношения. В этом последнем случае на поверхности основного вздутия, соответствующего зачатку спорангия, образуются выпуклины. Последние, однако, развиваются не в конидии, а в небольшие трехспоровые спорангиоли, которые сваливаются и распространяются целиком как одна спора (рис. 127,*3*). Наконец, в семействе Piptocephalidaceae (Syncephalastrum, Syncephalis и Piptocephalis) типичных спорангиев не развивается, но на поверхности зачатка спороношения формируются частичные спорангии или спорангиоли цилиндрической формы, и в них развиваются споры, расположенные в один ряд (рис. 128). У Syncephalastrum эти споры большею частью одноядерны и лежат свободно в оболочке спорангиоля. У Syncephalis и Piptocephalis они срастаются с ней боковыми стенками и цилиндрический спорангиоль распадается при созревании на ряд одноклетных члеников, соответствующих каждый одной споре (т. е. здесь спорангиоль как бы превращается биологически в цепочку конидий).

---

[1] У Ch. Jonesii происхождение споры сказывается в момент ее прорастания, когда оболочка спарангиоля отделяется в виде экзоспория. У другого вида, Ch. Brefeldii, незаметно и этой двойственной оболочки.

Представляя одну из распространеннейших групп грибов, мукоровые, хотя и являются в большинстве случаев безразличными сапрофитами, тем не менее играют немалую роль как в природе, так и в жизни человека. Выше было указано на их большое количество в почве и значение в почвенных процессах (см. стр. 147). Специально в связи с деятельностью человека можно указать на значение мукоровых как плесневых грибов. Здесь как чистые сапрофиты особенно часто встречаются представители рода Mucor и Rhizopus nigricans. Последний, впрочем, нередок и в полупаразитных условиях, на свежих фруктах и т. п. живых продуктах. У близкого Rh. tritici эта способность к паразитному развитию выражена еще сильнее, и он является, особенно в Америке, серьезным вредителем зерен злаков при недостаточно сухом хранении. Из паразитов на животных следует отметить Mucor corymbifer, Absidia Lichteimii, Mucor pusillus, вызывающие иногда опасные поражения внутренних органов у человека. Часто также они поражают птиц.

Наконец, следует указать на бродильные свойства мукоровых. Способность производить алкогольное брожение в сахаристых средах присуща весьма многим формам, хотя и выражена часто не сильно; однако некоторые являются энергичными бродителями, мало даже уступая в этом отношении дрожжам. Весьма резко бродильная способность выражена у Mucor racemosus, M. genevensis, M. javanicus, M. rouxianus и некоторых других, причем некоторые, как M. racemosus и M. genevensis, бродят преимущественно в состоянии мукоровых дрожжей, а другие — в виде нормального мицелия. M. rouxianus и M. javanicus применяются на юго-востоке Азии при приготовлении алкогольных напитков (восточно-азиатские дрожжи). Они имеют даже известное преимущество перед настоящими дрожжами, так как сами осахаривают крахмал и применение их не требует поэтому предварительной обработки крахмалистых исходных продуктов. Осахаривающая способность еще сильнее выражена у Rhizopus oryzae, применяемом в Японии при изготовлении рисовой водки — саке (алкогольного брожения названная форма не вызывает).

Как распространеннейшие легко культивируемые грибы, мукоровые много изучались экспериментально. Выше уже было указано на значение их в разработке учения о гетероталлизме (стр. 48). Кроме того, они нередко служат объектами для физиологического изучения и особенно для изучения изменчивости и влияния среды на ход развития. В последнем отношении особенно излюбленным объектом служит Phycomyces blakesleeanus.

Порядок Mucorales может быть разделен на следующие семейства:

1. Семейство Mucoraceae. Органы бесполого размножения представлены типичными многоспоровыми спорангиями почти всегда с колонкой.

2. Семейство Chaetocladiaceae. Типичные спорангии постепенно редуцируются и уменьшаются в размерах, превращаясь каждый или в спорангиоль с небольшим числом спор и без колонки, или еще дальше — в односпоровый спорангий или конидию. Наряду с этим у некоторых представителей сохраняются еще и первоначальные многоспоровые спорангии с колонкой (например у Thamnidium).

3. Семейство Choanephoraceae. Аналогичное предыдущему семейству уменьшение спорангиев с превращением их в спорангиоли или конидии происходит иным путем: вынесением спорообразования на поверхность зачатка спорангия. Наряду с этим у некоторых представителей сохраняются еще и первоначальные многоспоровые спорангии с колонкой (например у Choanephora).

4. Семейство Piptocephalidaceae. Такое же, как в предыдущем семействе, вынесение спорообразования на поверхность зачатка первоначального спорангия, но здесь образуются цилиндрические частичные спорангии со спорами, расположенными в один ряд. Они при созревании разламываются на односпоровые членики, так что каждый частичный спорангий биологически превращается в цепочку конидий. Первоначальные многоспоровые спорангии не развиваются.

5. Семейство Mortierellaceae. Имеются многоспоровые спорангии, но без колонки. У некоторых вместе с ними или вместо них образуются 1—2 споровые спорангиоли, или конидии. Зигота окружена обверткой из гиф, образуя зачаточное плодовое тело.

6. Семейство Endogonaceae. Как спорангии (без колонок), так и зиготы образуются по нескольку в особых плодовых телах.

1. **Семейство Mucoraceae**. Главные представители:

Mucor, самый распространенный и обширный род среди мукоровых грибов (около 150 видов). Спорангиеносцы простые или ветвящиеся (рис. 125). Спорангии шаровидные. Зиготы голые (без обрастаний со стороны суспензоров). M. mucedo и M. albo-ater — наиболее распространенные виды на навозе и как плесень. К Mucor близок небольшой гомоталличный род Zygorhynchus, отличающийся некоторой гетерогамией; обычен в почве.

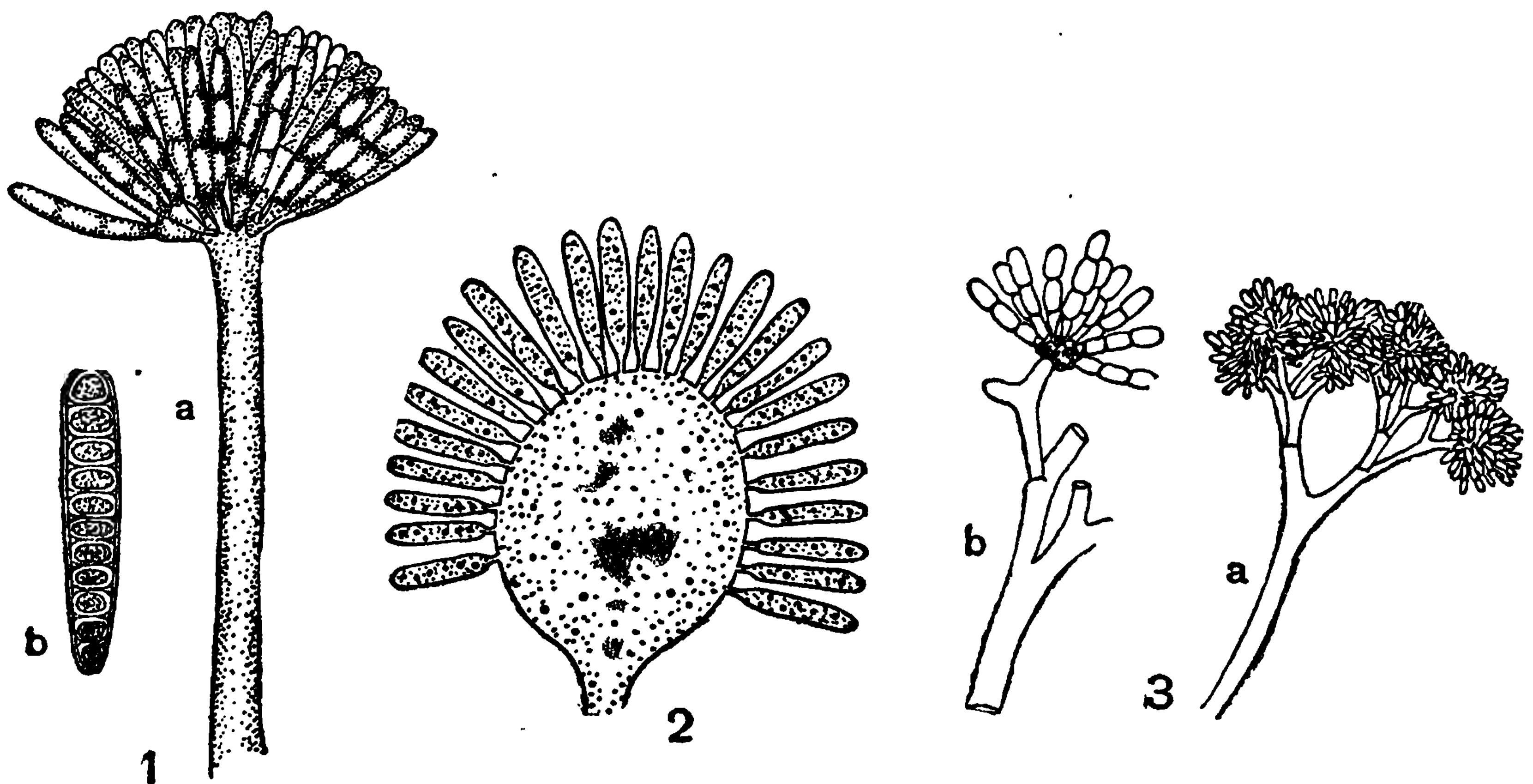


Рис. 128. *1* — Syncephalis: *a* — спорангиеносец, *b* — спорангий; *2* — Syncephalastrum, заложение экзогенных спорангиев; *3* — Piptocephalis, *a* — спорангиеносец, *b* — деталь одной ветви.

Rhizopus. Характеризуется столонами; на них на месте соприкосновения с субстратом образуются в одну сторону пучки ризоидов, а в другую — группы спорангиеносцев (рис. 22, *1*). Спорангии шаровидные. Rh. nigricans — обычная плесень.

Absidia. Имеет такие же столоны, как и Rhizopus, но спорангиеносцы образуются по середине дуги, образуемой столонами. Спорангии грушевидные. У большинства на суспензорах образуются выросты, прикрывающие зиготу (рис. 122, *7*). У некоторых видов намечается гетерогамия. A. (Thiegemella) glauca обычна в лесной почве.

Phycomyces. Спорангия и спорангиеносцы такого же строения, как у Mucor. На суспензорах развиваются шиповидные отростки, окружающие зиготу. Сюда относятся наиболее крупные среди мукоровых грибов (спорангиеносцы достигают 30 *см* высоты). Ph. blakesleeanus, встречающийся изредка на конском навозе, служит одним из излюбленных объектов для экспериментально-генетических исследований (см. стр. 51).

Sporodinia. Спорангиеносцы, дихотомически ветвящиеся (рис. 125, *4*). S. grandis часто встречается как полупаразит на плодовых телах базидиомицетов. Как гомоталличная форма легко дает зиготы.

Pilobolus. Спорангиеносцы не ветвящиеся, вздутые в верхней части, а в нижней обыкновенно отделенные перегородкой от гиф мицелия. В них развивается значительное тургорное давление, которое разрывает оболочку спорангиеносца кольцевым разрывом под колонкой и отбрасывает вместе с ней спорангии на значительное расстояние (рис. 60). P. crystallinus обычен на конском навозе (название crystallinus вызвано блестящими капельками жидкости, вы-

ступающей на поверхности спорангиеносца от тургорного давления внутри его).

2. Семейство Chaetocladiaceae. Thamnidium. Развиваются конечные крупные спорангии с колонкой и мелкие спорангиоли на боковых мутовчато расположенных ветвях спорангиеносца (рис. 126, *1*). Th. elegans обычен на навозе и как плесень.

Chaetocladium. Спороносные ветви многократно ветвятся и на концах образуют конидии (односпоровые спорангиоли). Спорангиев не образуется. Паразиты на других Mucoraceae. Ch. Brefeldii (рис. 126, *2*).

3. Семейство Choanephoraceae. Blakeslea (единственный известный вид — Bl. trispora) образует типичные многоспоровые спорангии с колонкой, а кроме того, — спорангиоли, содержащие обычно только по три споры (рис. 127). Обнаружена в Северной Америке; у нас не найдена.

Choanephora образует многоспоровые спорангии с колонкой и конидии (рис. 127). Последние собраны в головки на конечных вздутиях спороносцев, соответствующих зачаточным спорангиям. Несколько тропических видов; у нас не обнаружена.

Cunninghamella образует только конидии на поверхности шаровидно вздутых конидиеносцев [спороношение типа Oedocephalum (рис. 127, *2*)]. Большею частью тропические и субтропические; C. albida в почве около Сухуми.

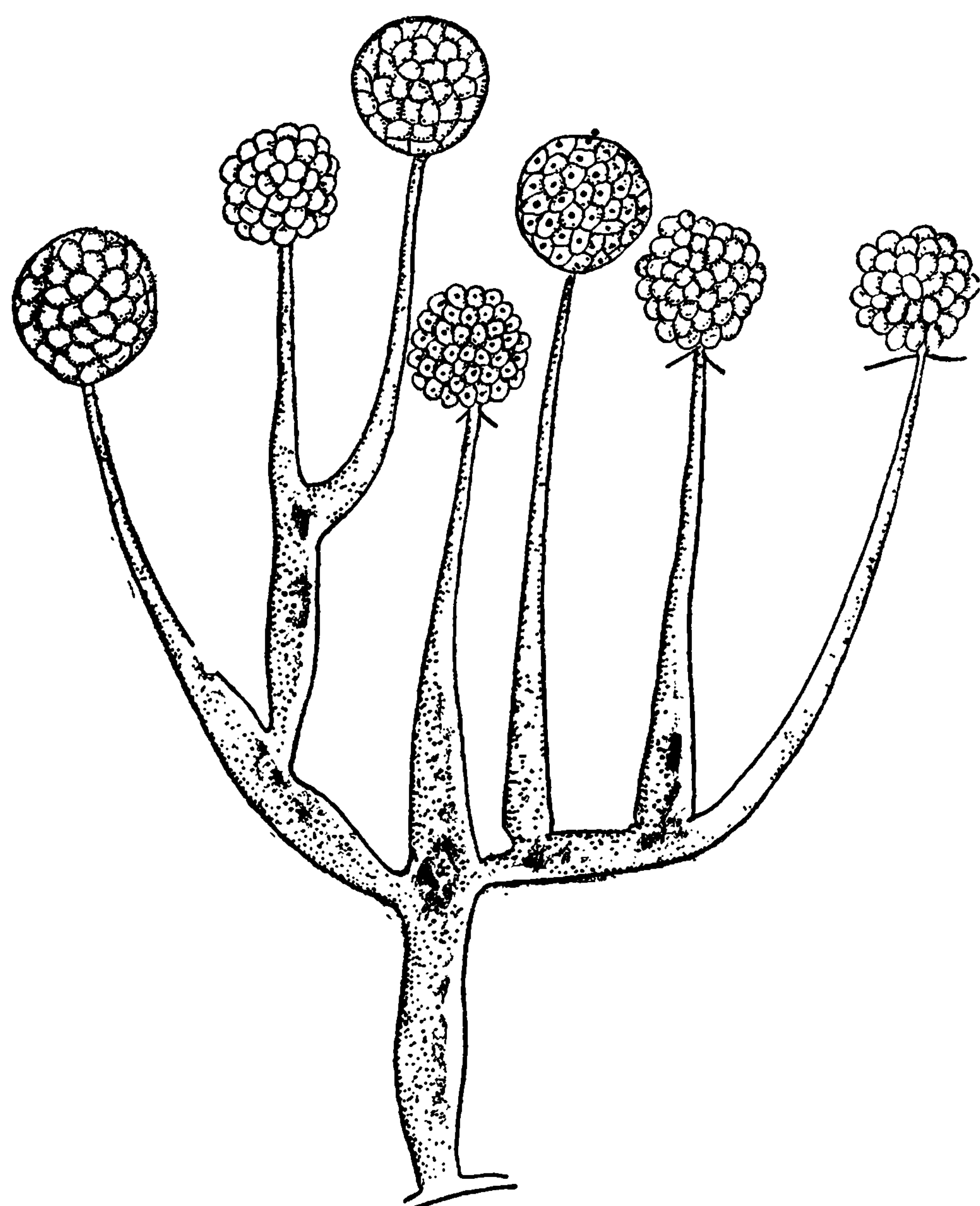


Рис 129. Mortierella candelabrum, спорангиеносец.

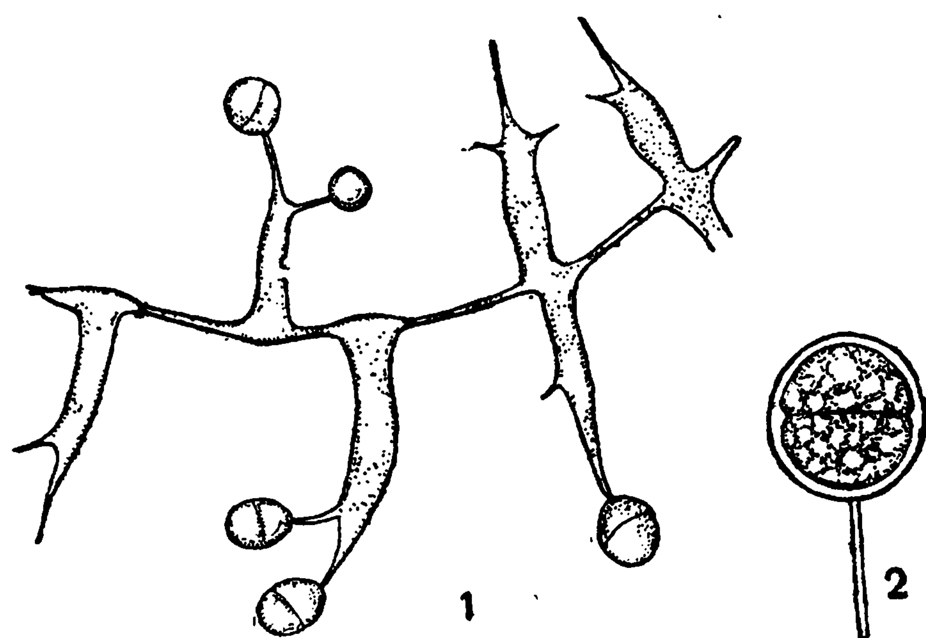


Рис. 130. Haplosporangium bisporale: *1* — часть спорангиеносца, *2* — спорангиоль.

4. Семейство Piptocephalidaceae. Syncephalastrum. Спороносцы разветвленные, вздутые на конце. На их поверхности образуются головкой цилиндрические спорангии со спорами, расположенными в один ряд. Споры большей частью срастаются боками с оболочкой спорангия (рис. 128, *2*).

Syncephalis. Спороносец не разветвленный, вздутый на конце в головку. На ней сидят цилиндрические спорангии со спорами, расположенными в один ряд (рис. 128, *1*). Они срастаются с оболочкой спорангия, распадающегося при созревании на отдельные членики. Паразиты на других мукоровых. S. sphaerica и др.

Piptocephalis. Спороносцы разветвленные, не вздутые на конце. На них пучками сидят цилиндрические спорангии такого же характера, как у Syncephalis (рис. 128, *3*). Паразиты на мукоровых. P. fusispora, P. freseniana и др.

5. Семейство Mortierellaceae. Зиготы оплетены толстым слоем нитей, берущих начало от суспензоров и окружающих вегетативных гиф (зачаточное плодовое тело). Большей частью сапрофиты, иногда полупаразиты на других грибах (особенно мукоровых).

Mortierella образует многоспоровые спорангии без колонки на концах боль-

шей частью разветвленных, прямо стоящих спорангиеносцев, оплетенных у основания пучками ризоидов M. candelabrum (рис. 129). Кроме спорангиев, развиваются иногда одиночные конидии с толстой оболочкой (стилоспоры) M. capitata, M. Rostafinskii и др.

Haplosporangium развивает только спорангиоли одиночно на концах разветвленных спороносцев. Они большей частью односпоровые (конидии), но у H. bisporale — двуспоровые, чем обнаруживают свою природу как спорангиолей (рис. 130).

6. Семейство Endogonaceae. Главный и почти единственный род — Endogone с десятком приблизительно описанных видов. Это почвенные грибы с неклеточным мицелием. Довольно вероятно, что в естественных условиях они входят в состав микоризы, специально такой, которая образована гифами без перегородок (см. стр. 101). В культуре они не получены. Органы размножения образуются в особых плодовых телах, представляющих большею частью довольно неправильные шарики до 2 *см* и более в диаметре. Большею частью они развиваются подземно. Известны два сорта плодовых тел: одни с органами бесполого размножения (спорангиями) и другие — с половыми органами и зиготами. Генетической связи между ними не установлено: и те и другие описываются как отдельные виды, однако, весьма вероятно, что в ряде случаев мы имеем здесь только стадии развития одного гриба.

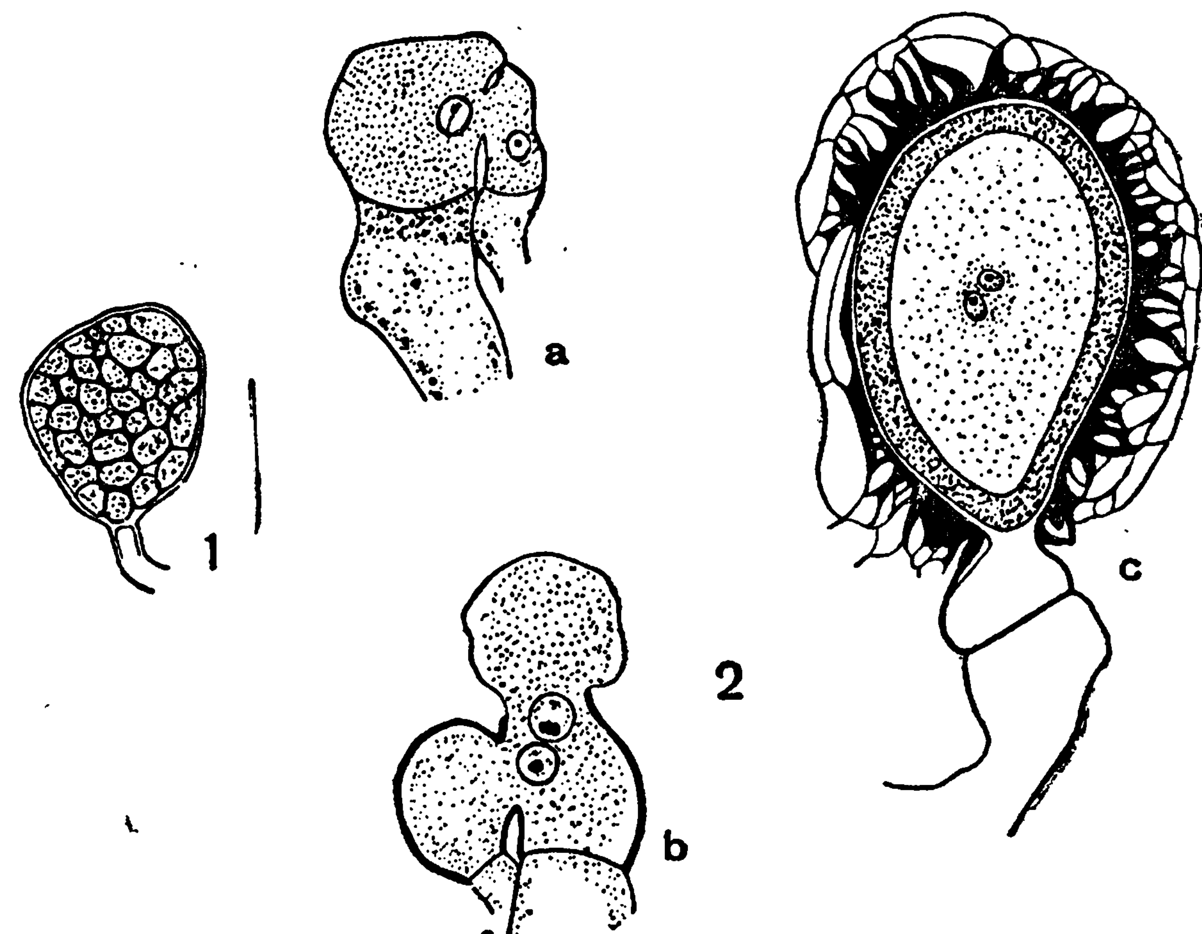


Рис. 131. Endogone: *1* — спорангий, *2* — образование зигот *a*, *b*, *c*.

Бесполые плодовые тела представляют довольно плотное сплетение, внутри которого на особых, более толстых гифах как конечные округлые вздутия их образуются спорангии. Они отделяются у основания перегородкой, идущей прямо поперек без образования колонки (как у Mortierella), и затем развивают споры (рис. 131, *1*). Половые плодовые тела такого же в общем строения, как и бесполые. В них развиваются половые органы в виде гиф, расположенных парами параллельно друг другу, с большим количеством клеточных ядер. Дальнейшее развитие их прослежено с достаточной полнотой только у одного вида, E. lactiflua. Оно состоит в следующем. Поперечными перегородками на концах указанных гиф отделяется по одной клетке, с одним крупным ядром каждая. Обыкновенно одна из них несколько крупнее другой. Они плотно прикладываются друг к другу, и затем через частичное растворение оболочек содержимое одной клетки (меньшей) переходит в другую (бóльшую). Затем на верхнем свободном конце этой последней появляется вырост, куда переходит ее содержимое вместе с обоими ядрами. Этот вырост и развивается в зигоспору (рис. 131, *2*). Его оболочка утолщается, окружающие гифы также характерным образом утолщают свои стенки, в результате чего зигоспора оказывается внутри плодового тела окруженной особой оберткой, напоминающей очертанием огненные языки (рис. 131, *2*, *c*). В таком виде зигоспора переходит в состояние покоя. В это время ядра в ней еще не прокопулировали. Прорастание зиготы неизвестно. Вероятно в этот момент происходит и слияние в ней ядер. У некоторых Endogone отмечено в плодовых телах образование азигот с такими же «пламенными» обертками.

Endogone филогенетически довольно близка к Mortierella, представляя

дальнейший член того же ряда эволюции. Зачаточные плодовые тела Mortierella, содержащие одну только зиготу, эволюционировали здесь в более массивные образования с большим количеством зигот. Далее, у некоторых Mucoraceae наблюдаются сокращение числа ядер в копулирующих гаметангиях (до двух у Zygorrhynchus Dangeardii); здесь у Endogone каждый гаметангий содержит только по одному ядру, т. е. его содержимое соответствует одной только гамете. Что касается бесполых плодовых тел Endogone, то и в этом отношении можно заметить их зачатки у Mortierella в виде густого пучка ризоидов, оплетающих основание спорангиеносца, о чем было упомянуто выше. Однако у Mortierella спорангиеносцы развиваются изолированно, каждый в своей обвертке, тогда как у Endogone они соединяются по нескольку в более массивные плодовые тела.

2. ПОРЯДОК ENTOMOPHTHORALES

Порядок Entomophthorales, куда относятся около 75 видов, отличается от предыдущего, Mucorales, особенно тем, что в нем спорангии всюду заменены конидиями, и тем, что мицелий рано получает перегородки, так что во взрослом состоянии оказывается уже многоклеточным или распадается на отдельные составляющие его клетки. По образу жизни Entomophthorales разделяются на три группы: одни живут в качестве факультативных паразитов на растениях, другие — в качестве кишечных паразитов низших позвоночных и, наконец, третья, наиболее обширная группа, объединяет паразитов насекомых. Несмотря на эти различия образа жизни, по основным морфологическим чертам все Entomophthorales довольно близки и поэтому могут быть объединены в одном семействе Entomophthoraceae.

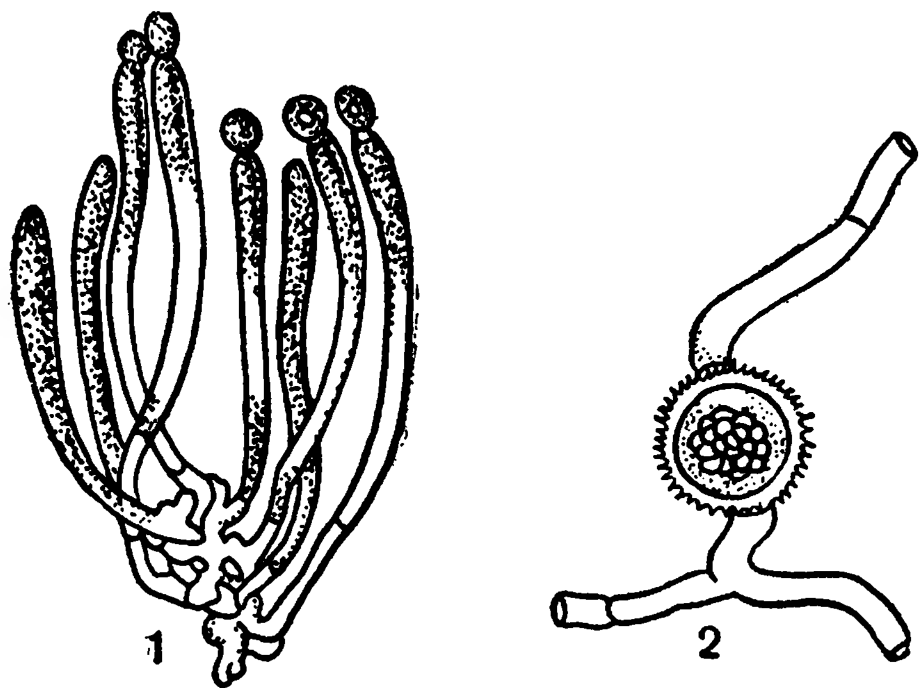


Рис. 132. Conidiobolus utriculosus: *1* — группа конидиеносцев; *2* — зигота.

Семейство Entomophthoraceae. Как пример относящихся сюда паразитов растений можно указать Conidiobolus, виды которого встречаются на плодовых телах дрожалковых (Con. utriculosus), или на заростках папоротников (Con. villosus). Тот и другой могут расти и в сапрофитных условиях. У лучше изученного Conidiobolus utriculosus на слабо развитом многоклеточном мицелии развиваются многочисленные конидиеносцы, и на концах их образуются по одной конидии, которые по созревании отбрасываются на расстояние 1—2 *см* (см. стр. 121). У данного вида известны и зигоспоры, образующиеся в результате копуляции, сходной с тем, что наблюдается у Mucor (рис. 132). Зиготы при прорастании развивают короткую нить с конидией на конце. Цитологически данная форма не изучена.

К кишечным паразитам позвоночных относятся виды Basidiobolus, встречающиеся в лягушках, ящерицах и рыбах.

Наиболее обычен и наилучше изучен B. ranarum на лягушках. Он часто развивается в виде беловатого пушка на экскрементах этого животного и хорошо растет также на ряде искусственных сред. Разветвленный мицелий его во взрослом состоянии получает перегородки, разделяющие его на ряд одноядерных клеток. На нем развиваются неразветвленные конидиеносцы, вздутые в верхней части и несущие на верхушке по одной одноядерной конидии (рис. 133, *1*). При созревании последняя отбрасывается силой тургорного давления в конидиеносце, который при этом разрывается на вершине. На том же мицелии образуются зиготы. При развитии их происходит копуляция между соседними клетками одной и той же гифы. При этом они развивают короткие боковые отростки около поперечной перегородки, отделяющей их друг от друга.

Туда переходят ядра и делятся здесь, после чего одно из них остается в отростке, отделяющемся затем перегородкой, а другое возвращается назад в клетку гифы. Затем перегородка между отдельными отростками частично растворяется, и содержимое одной клетки переходит в другую (рис. 133, 2). Развивающаяся в ней зигота одевается толстой многослойной оболочкой и после периода покоя прорастает ростковой трубкой, которая или отчленяет на конце конидию, или прямо разрастается в мицелий. Ядра в зиготе сливаются во время утолщения ее оболочки. Затем перед прорастанием копуляционное ядро делится дважды; вероятно, при этом происходит редукция хромозом. Из четырех образовавшихся

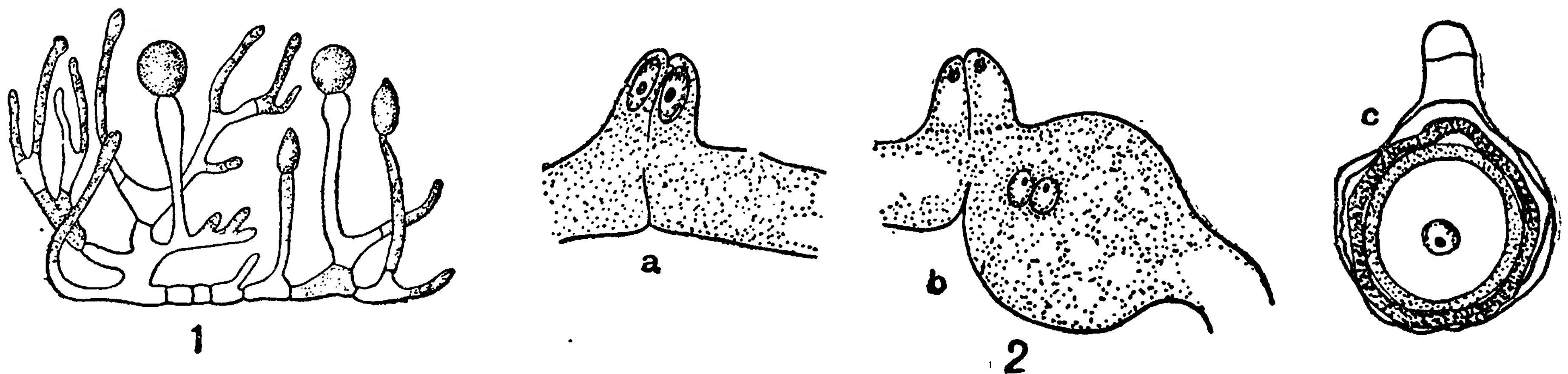


Рис. 133. Basidiobolus ranarum: *1* — мицелий с конидиеносцами, *2* — копуляция (*a* и *b*) и зигота (*c*).

гаплоидных ядер три дегенерируют, а одно остается как первое ядро ростковой трубки.

По наблюдениям Levison (1927 г.), конидии могут прорастать таким образом, что содержимое их делится на несколько одноядерных частей, одевающихся каждая собственной оболочкой и выпадающих из материнской оболочки. Они развиваются далее в мицелий. Эти наблюдения представляют большой интерес, так как обнаруживают истинную природу имеющихся здесь конидий как редуцированных спорангиев.

Согласно исследованиям Levison (1927), в кишечнике лягушки гриб существует в виде отдельных клеток, размножающихся делением. Попав с экскре-

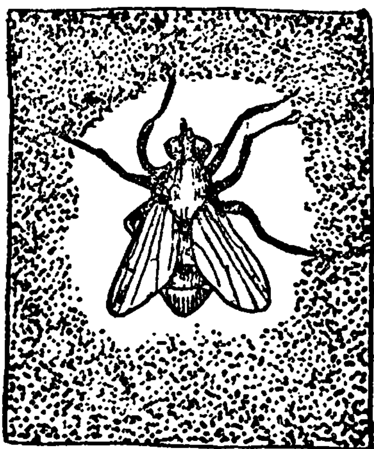
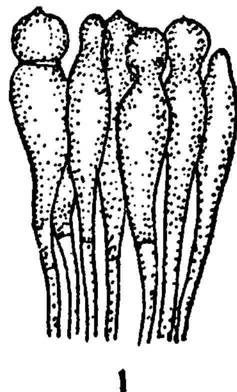
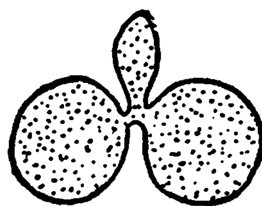


Рис. 134. Муха, пораженная Empusa muscae.





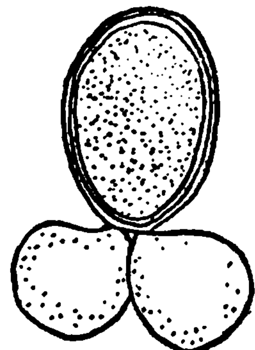


Рис. 135. *1* — Empusa muscae — конидиеносцы. *2* — Empusa Fresenii, образование зиготы.

ментами наружу, эти клетки развивают мицелий с конидиями. Последние попадают в кишечник лягушки не прямо, а главным образом через посредство жуков, которые поедают их и в свою очередь поедаются лягушками.

Более разнообразны и многочисленны представители третьей группы — паразитов на насекомых. Сюда относятся главным образом довольно многочисленные виды родов Empusa (около 10 видов), Entomophthora (около 45 видов) и некоторые другие. Empusa muscae вызывает обычную у нас гибель комнатных мух в конце лета и осенью. В это время часто можно видеть, как мертвые мухи сидят, прикрепившись к какому-нибудь предмету, например к оконному стеклу, которое кругом, на расстоянии 1—2 *см* как бы обсыпано беловатым порошком, а самые мухи покрыты в области брюшка белым налетом (рис. 134). При микроскопическом исследовании этот налет оказывается состоящим из неразветвленных конидиеносцев, высовывающихся наружу через дыхательные отверстия и более тонкие места хитинового покрова. На верхних

концах их сидят шаровидные многоядерные конидии, которые при созревании с силой отбрасываются и прилипают к стеклу и другим предметам (рис. 135, *1*). Попав на муху, конидия развивает ростковую трубку, внедряющуюся внутрь насекомого и разрастающуюся там прежде всего в жировом теле. Распадаясь затем на отдельные клетки, гриб разносится по всему телу насекомого и вызывает его гибель. В это время на его брюшке появляются конидиеносцы, вырастающие из тех клеток гриба, которые находятся внутри тела. Они прободают изнутри хитиновый покров и отчленяют на свободных концах конидии. В старых высохших мухах развиваются покоящиеся клетки в виде толстостенных многоядерных образований. По своему положению цепочками они могут быть истолкованы как хламидоспоры или геммы, но толкуются также некоторыми как азиготы (настоящие зиготы у E. muscae не известны). У некоторых других видов Empusa образуются настоящие зигоспоры в результате копуляции двух клеток, на которые распадается мицелий в теле насекомого. Это наблюдается, например, у E. Fresenii, паразитирующей на видах Apis. Зигоспора образуется здесь как боковой вырост копуляционного канала, образующегося между двумя клетками (рис. 135, *2*).

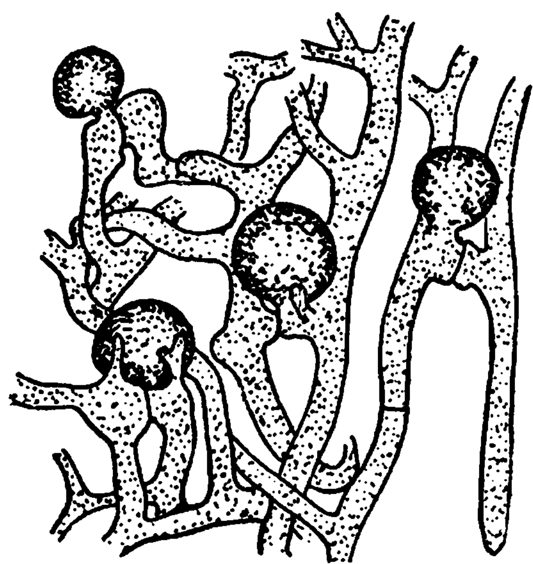


Рис. 136. Entomophthora rhizospora. Образование зигот.

Род Entomophthora отличается от Empusa тем, что конидиеносцы у нее разветвленные и конидии одноядерные. Развивающаяся из конидий ростковая трубка также проникает в тело насекомого и разрастается там в жировом теле в разветвленный мицелий, первоначально не разделенный на клетки. Позднее в нем появляются перегородки, и у ряда форм происходит распадение его на отдельные многоядерные клетки, которые разносятся по всему телу насекомого. Они прорастают затем уже после его смерти и, пробивая хитиновый покров, развивают с нижней его стороны мицелий, прикрепляющий насекомое к субстрату, а с верхней—преимущественно конидиеносцы. У некоторых видов Entomophthora известны также и зиготы. Они образуются или внутри тела насекомого (Ent. occidentalis), или экстраматрикально (у Ent. rhizospora, Ent. echinospora). При их образовании происходит копуляция двух отдельных клеток или у других форм (Enth. rhizospora) копулируют длинные гифы, дающие навстречу друг другу боковые копуляционные отростки (рис. 136). Зигота развивается в качестве бокового выроста одного из них. Зигота первично многоядерна соответственно многоядерности копулирующих элементов. Попарное слияние ядер в ней, повидимому, происходит только при прорастании. У многих видов Entomophthora развиваются азиготы, или толстостенные геммы.

Entomophthoraceae имеют и некоторое практическое значение как паразиты насекомых, в том числе и вредных. Неоднократно были отмечены большие эпидемии среди них, вызванные этими грибами, например гибель личинок Trachea от Empusa aulicae или гибель Jassus, вредителей посевов овощей, от Empusa jassi и т. п. Сюда же нужно отнести и Emp. muscae, часто вызывающую массовую гибель комнатных мух.

В последнее время Sawyer (1929) удалось выработать методику выращивания некоторых энтомофторовых, паразитирующих на насекомых, в сапрофитных условиях, так что открывается возможность искусственного разведения заразного начала. Можно думать, что в некоторых случаях борьба с вредными насекомыми при посредстве Entomophthoracae окажется небезрезультатной, особенно по отношению к общественно живущим формам.

Филогенез зигомицетов

Зигомицеты представляют хорошо очерченную и естественную группу грибов, объединяемую как по форме полового процесса, так по строению и прекрасно выясняющейся здесь эволюции органов бесполого размножения. Как

было указано выше (стр. 218), эта эволюция выражается в основном в превращении первоначальных многоспоровых спорангиев в конидии, причем это может происходить разными путями. В одних случаях оно идет через уменьшение первоначальных многоспоровых спорангиев и уменьшение числа спор в них. В результате получаются сначала спорангиоли, а затем, с уменьшением в последних числа спор до одной, они превращаются в конидии (рис. 126). Этот ход эволюции очень характерен для круга форм, объединяемых в семейство Chaetocladiaceae, но встречаются одиночно и в других семействах. В других случаях выработка конидий из первоначальных спорангиев достигается вынесением спорообразования на поверхность зачатка спорангия. Этот путь характерен для семейств Choanephoraceae и Piptocephalidaceae. При этом среди первых у Blakeslea наряду с нормальными спорангиями образуются поверхностные спорангиоли с очень малым числом спор в них (три), а у Choanephora таким же образом формируются конидии. Наконец, у Cunningamella спорангии совсем выпали, и остались только таким же образом формирующиеся конидии (рис. 127). Во втором семействе, Piptocephalidaceae, тот же биологический эффект превращения спорангия в группы конидий достигается иным в подробностях морфологическим путем. Здесь на поверхность зачатка первоначального спорангия выносятся, как у Blakeslea, спорангиоли, или частичные спорангии, но они имеют здесь цилиндрическую форму, споры в них располагаются в один ряд. При созревании такие спорангиоли разламываются на односпоровые членики, т. е. каждый спорангиоль превращается в цепочку конидий (рис. 128).

Семейство Mortierellaceae выделяется главным образом на основании другого принципа: образования зачаточных плодовых тел в виде гифенной обвертки около зиготы. Однако и в нем можно подметить превращение спорангиев в спорангиоли и далее в конидии. Например, Haplosporangium bisporale образует наряду с одноклетными конидиями также и двуспоровые спорангиоли (рис. 130).

Указанные зачаточные плодовые тела Mortierellaceae достигают большего развития у Endogonaceae. Они содержат уже по нескольку зигот или по нескольку спорангиев (половые и бесполые плодовые тела), причем в последних спорангии не обнаруживают той эволюции, которая характерна для других групп и, пожалуй, показывают только некоторое упрощение (отсутствие колонки). Это обстоятельство в данном случае понятно, так как основным фактором эволюции органов бесполого размножения зигомицетов, в виде превращения спорангиев в конидии, нужно считать условия наземного существования и часто недостаточной влажности атмосферы, затрудняющих развитие более массивных многоспоровых спорангиев. Совершенно понятно, что для Endogonaceae с их спорангиями, заключенными внутри подземного плодового тела, эти факторы не могли иметь такого значения.

Следы аналогичной эволюции органов бесполого размножения можно обнаружить также и в наиболее специализированной группе зигомицетов — в семействе Entomophthoraceae. Формально здесь имеются только конидии, но у Basidiobolus они обнаруживают свою природу как спорангиолей, так как при прорастании могут развивать внутри по нескольку спор.

Вышеизложенная эволюция бесполых спороношений зигомицетов вместе с тем достаточно освещает и их филогенетические отношения.

Из двух порядков, Mucorales и Entomophthorales, которые здесь устанавливаются, первый несомненно является первичным, а второй — более эволюционизировавшим и специализированным. Это явствует, во-первых, из того, что Mucorales почти все сапрофиты, а Entomophthorales в большинстве паразиты, притом на таких необычных для грибов субстратах, как насекомые. Во-вторых, это следует и из того, что у Entomophthorales по существу уже закончен тот процесс превращения спорангиев в конидии, который у Mucorales представлен во всех его эволюционных этапах. В свою очередь среди Mucorales центральной исходной для филогенеза группой нужно признать семейство Mucoraceae. От него отходит несколько эволюционных ветвей, устанавливаемых

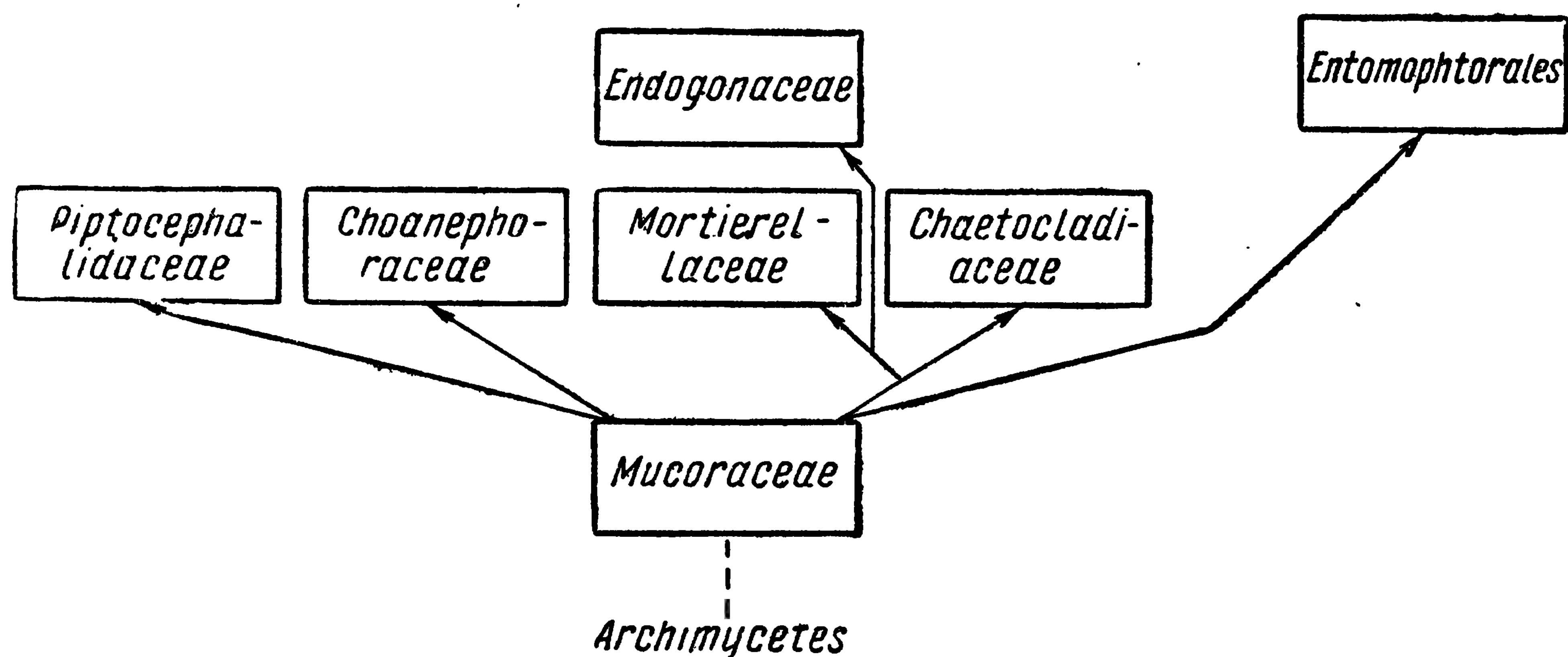
в первую очередь по способу превращения спорангиев в конидии. Таковы семейства Chaetocladiaceae, Choanephoraceae и Piptocephalidaceae. Что касается семейства Mortierellaceae, то эволюция его характеризуется больше особенностями полового спороношения, хотя и здесь можно подметить следы аналогичного с семейством Chaetocladiaceae перехода от спорангиев к конидиям. Наконец, как более уклонившаяся и специализованная ветвь того ряда, который представлен Chaetocladiaceae, может рассматриваться порядок Entomophthorales.

Что касается происхождения зигомицетов в целом, то здесь дело менее ясно, чем для оомицетов, где, как мы видели, устанавливается довольно тесная связь их с архимицетами (см. стр. 211).

Сторонники полифилетического происхождения грибов выводили обыкновенно зигомицетов из зеленых водорослей вроде современных Conjugatae, указывая на сходство полового процесса в той и другой группе. Однако такие представления сейчас не могут быть приняты. Во-первых, самое сходство полового процесса здесь только внешнее, так как у Conjugatae сливаются в половом процессе одноядерные вегетативные клетки, а у зигомицетов — многоядерные гаметангии. Последние лишь у некоторых, особо специализированных представителей превращаются вторично в процессе редукции в одноядерные (у Endogone, некоторых Entomophthoraceae). Во-вторых, имеется коренное различие в строении вегетативного тела. У Conjugatae оно сложено из одноядерных клеток, а у наиболее типичных зигомицетов, какими являются мукоровые, представлено типичным для низших грибов неклеточным мицелием. Происхождение его из клеточных нитей Conjugatae было бы совершенно невероятным. Правда, у Entomophthorales наблюдается многоклетный мицелий из одноядерных клеток. Однако это, несомненно, вторичное явление, как вторичны в своем филогенезе и все энтомофторовые.

Стоя на точке зрения монофилетизма грибов, необходимо искать родственные связи зигомицетов с другими группами этого типа. Всего вероятнее, они находятся среди архимицетов. Однако промежуточных форм мы сейчас не знаем, и, можно думать, что они уже вымерли, а с другой стороны, и сами зигомицеты слишком продвинулись в своей эволюции на почве приспособления к наземной жизни и этим оторвались от типично водных первичных архимицетов. Поэтому мы не можем точно наметить, с какими именно группами современных архимицетов имеются здесь более близкие родственные связи. Можно указать только, что форма полового процесса в виде зигогамии не является совсем чуждой и для архимицетов. Известные намеки на нее мы имеем, например, в половом процессе у Polyphagus, или Zygorhizidium (стр. 183, 184).

Изложенные представления о филогенезе зигомицетов могут быть иллюстрированы следующей схемой:



ЛИТЕРАТУРА К ПОДКЛАССУ ZYGOMYCETES

Baker, 1931. Observat. on the conditions for Spore formation in Sporodinia grandis. New Phytolog., v. 30.

Blakeslee A. F., 1904. Sexual reproduction in the Mucorineae. Proceed. Amer. Acad. Arts, Sci., v. 40.

Blakeslee A. F., 1906. Zygospore germination in the Mucorineae. Bot. Gaz., v. 42.

Blakeslee A. F., 1915. Sexual reactions between hermaphroditic and dioecious Mucors. Biol. Bull., v. 29.

Blakeslee, 1920. Sexuality in mucors. Science, v. 51.

Blakeslee and Cartledge, 1921. Sexual dimorphism in Cunninghamella. Botan. Gz., v. 72.

Blakeslee and Cartledge, 1927. Sexual dimorphism in Mucorales, I и II. Botan. Gz., v. 84.

Бухгольц Ф. В., 1911. Новые данные к морфологии и цитологии подземных грибов, I. Род Endogone.

Burgeff H., 1924. Untersuch. ü. Sexualität und Parasitismus bei Mucorineen.

Dangeard, 1906. Les Mucorinées. Le Botaniste, v. 9.

Fitzpatrick, 1930. The lower Fungi.

Grehn, 1932. Untersuch. ü. Gestalt und Function von Sporangienträger bei den Mucorineen, Jahrb. wis. Bot., Bd. 76.

Köhler, 1935. Beitrag z. Kenntniss der Sexualreactions von Mucor Mucedo, Planta, Bd. 23.

Lendner A., 1908. Les Mucorinées de la Suisse.

Levisohn I., 1927. Beitrag z. Entwicklungsgeschichte und Biologie von Basidiobolus ranarum. Jahrb. f. w. Bot., v. 66.

Ling Joung, 1930. Etude des phénomènes de la sexualité chez les Mucorinées. Rev. gen. Bot., v. 42.

Moreau F., 1914. Recherches sur la réproduction des Mucorinées. Le Botaniste, v. 13.

Naoumoff, 1924. Les bases morphologiques de la systematique dans la Famille des Mucoracées. Bul. soc. mycolog. de France, v. 40.

Наумов Н. А., Определитель мукоровых, 1935.

Naoumov, 1939. Clés des Mucorinèes. Encyclopédie mycol. Paris.

Nowak, 1930. Untersuch. ü. Basidiobolus ranarum. Arch. Protistenk., Bd. 69.

Ronsdorf, 1931. Ü. d. chemischen Bedingungen von Wachstum und Zygotenbildung von Phycom. blakesleeanus. Planta, Bd. 14.

Satina and Blakeslee, 1926. Studies on biochemical differences between (+) and (—) sexes in Mucors. Proc. Nat. Acad. Sci., v. 12.

Satina and Blakeslee, 1930. Imperfect sexual reactions in homothallic and heterothallic Mucors. Bot. Gaz., v. 90.

Sawyer W. H., 1929. Observations on some entomogenous member of the Entomophthoraceae in artifical culture. Amer. Journ. of Bot., v. 16.

Sawyer, 1931. Studies in the morphology and development of an insect-destroying fungus Entomophthora sphaerosperma. Mycologia, v. 23.

Sawyer, 1933. The development of Entomophthora sphaerosperma. Ann. of Bot., v. 47.

Seiler, 1935. Untersuch. ü. Zygotenbildung und Zygotenkeimung bei Sporodinia. Beih. botan. Zentralbl., Abt. A, Bd. 54.

Thaxter, 1895, 1897—1914. New or peculiar Zygomycetes, I, II, III. Botan. Gz., v. 20, 24, 58.

Wettstein, 1921. Das Vorkommen von Chitin... im Pflanzenreich. Sitzungsber. d. Acad. wiss. Wien, Abt. 1, Bd. 130.

Woiczky Z., 1927. Ueber die Zygotenbildung d. Basidiobolus ranarum. Flora, B. 22.

Zycha H., 1935. Mucorineae. Kryptog.-Flora d. Mark Brandenburg, Bd. VIa.

Глава III

3. КЛАСС ASCOMYCETES. АСКОМИЦЕТЫ, ИЛИ СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ

Класс аскомицетов вместе с следующим классом базидиомицетов составляет группу высших грибов, которые отличаются в целом от рассмотренных выше низших грибов следующими основными чертами: 1) Мицелий у них всегда многоклетный; 2) клеточные оболочки содержат хитин вместе с целлюлозой; 3) в бесполом размножении полностью утрачены спорангии и всюду заменены конидиями; 4) для полового цикла развития характерно развитие диплоидной фазы, причем последняя представлена цитологически как дикариофит.

Аскомицетов описано около 30 тысяч видов, весьма различных как по строению, так и по образу жизни. Общее для всех них заключается в том, что основным органом размножения является сумка, или аск, в котором образуется определенное количество (обычно 8) эндогенных спор — аскоспор.

Развитие сумки. Выше (стр. 38 и след.) уже было достаточно подробно разобрано развитие сумки и ее отношение к половому воспроизведению. Она возникает или как прямой результат слияния половых клеток у Protascales, или у всех остальных аскомицетов — как результат предварительного разрастания продукта оплодотворения, причем из него развиваются аскогенные гифы, а уж на этих последних образуются сумки. В том и другом случае в сумках происходит заключительный этап полового процесса — слияние ядер, или кариогамия. Копуляционное ядро делится затем три раза, причем происходит редукция числа хромозом, и около восьми получившихся гаплоидных ядер путем свободного образования формируются восемь аскоспор. Как орган, в котором происходит спорообразование в результате редукционного деления, сумка может быть определена как гонотоконт и сравнена с зародышевым спорангием низших грибов: как в той, так и в другом редукционное деление ведет к образованию неоднородного в генетическом отношении спорового материала.

В подробностях развития и строения сумки имеются некоторые различия у разных представителей. Всего чаще, как у описанной выше Pyronema confluens (см. стр. 41), происходит образование так называемого крючка на конце аскогенной гифы, причем в сумку развивается предпоследняя клетка ее, находящаяся как раз на месте перегиба крючка (она содержит первоначально два ядра) [1]. В некоторых других случаях, как, например, у Galactinia succosa и некоторых других, никакого крючка на аскогенных гифах не образуется, и в сумки развиваются конечные их клетки (тоже двуядерные). Наконец, у некоторых представителей Plectascales сумки образуются цепочками из непосредственно друг за другом лежащих клеток аскогенных гиф.

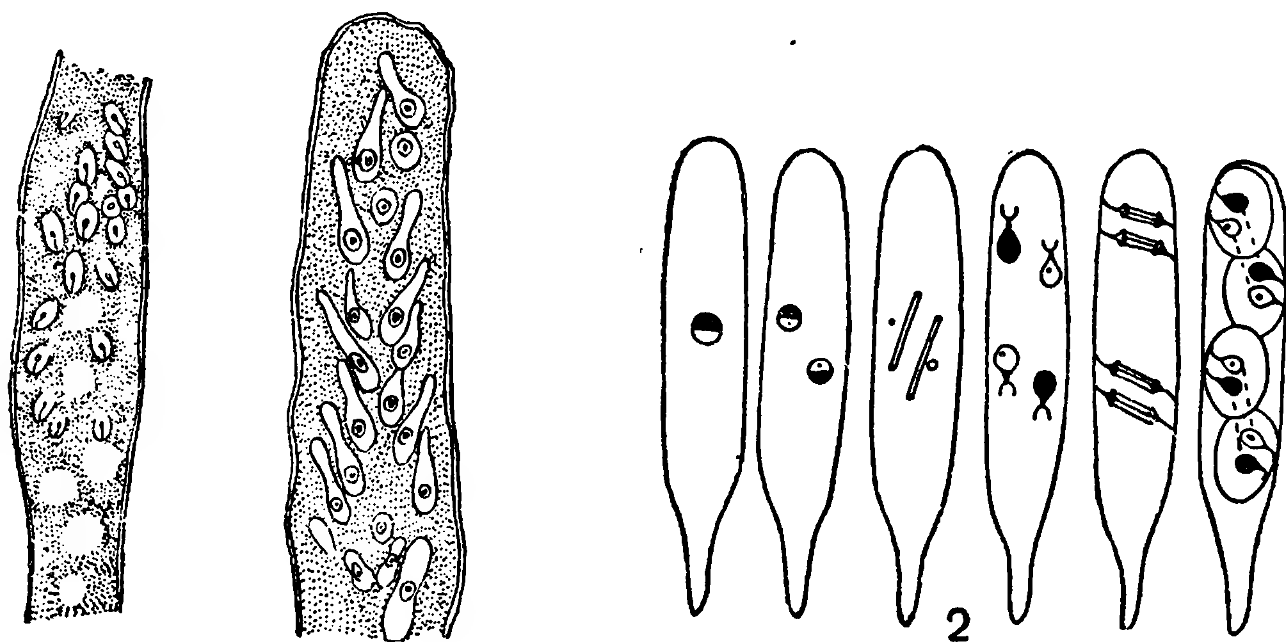


Рис. 137. *1* — Pleurage coeruleotecta, развитие многоспоровой сумки, *2* — Neurospora tetrasperma, развитие 4-споровой сумки (схема).

В ряде случаев число спор в сумке отклоняется от обычных восьми. При этом чаще всего начальные стадии развития проходят нормально: в сумке происходит три деления и образуется восемь гаплоидных ядер, но только споры залагаются не около всех них или часть заложившихся спор на ранних стадиях замирает (например у некоторых Erysiphaceae или Tuberaceae). У Verpa bohemica в ее двуспоровой сумке также происходит три деления, но только после первого и второго деления одно из ядер отмирает, и только два сестринских ядра после третьего деления дают начало двум спорам (Komarnitzky, 1914). Реже в таких малоспоровых сумках уменьшено и число образующихся ядер. Это наблюдается, например, у Endomyces Magnusii, где копуляционное ядро в сумке делится только дважды и залагаются четыре споры (рис. 148). Тоже наблюдается и у некоторых других Protascales.

[1] Образование крючков на аскогенных гифах весьма напоминает так называемые пряжки, наблюдаемые на вторичном (диплоидном) мицелии у многих базидиомицетов. В недавнее время Moreau (1925) обнаружил такие же пряжки в аскогенных гифах некоторых лишайников. Этим особенно подчеркивается морфологическая близость вторичного мицелия базидиомицетов и аскогенных гиф аскомицетов. Те и другие представляют диплоидную генерацию гриба, характеризующуюся ядерным аппаратом в виде дикариона. В обоих случаях как пряжки, так и конечные клетки крючков служат для передачи одного ядра из верхней клетки в нижнюю и для восстановления в этой последней таким способом дикариона.

В противоположном ряде случаев сумки содержат больше восьми спор. Это опять достигается разными способами. У одних, как у многих Taphrina, залагается, как и следует, по восьми спор в сумке, но затем они там размножаются почкованием. В этом случае в зрелой сумке содержится очень большое количество спор, но по существу это не аскоспоры, а продукты их почкования, соответствующие конидиям (почкование аскоспор после выпадения из сумки наблюдается при подходящих условиях у очень многих аскомицетов). У некоторых других в сумке сразу залагается большее количество спор. Например у Pleurage (Philocopra) coeruleotecta копуляционное ядро делится не три, а семь раз, и около 128 получившихся гаплоидных ядер залагается такое же число аскоспор (рис. 137, *1*) (Jolivette, 1918)[1]. Во всех указанных случаях, как это и вообще является правилом, аскоспоры залагаются каждая около одного ядра, но иногда они формируются около двух ядер, чем, конечно, уменьшается их число. Это, например, наблюдается у Neurospora tetrasperma или Pleurage

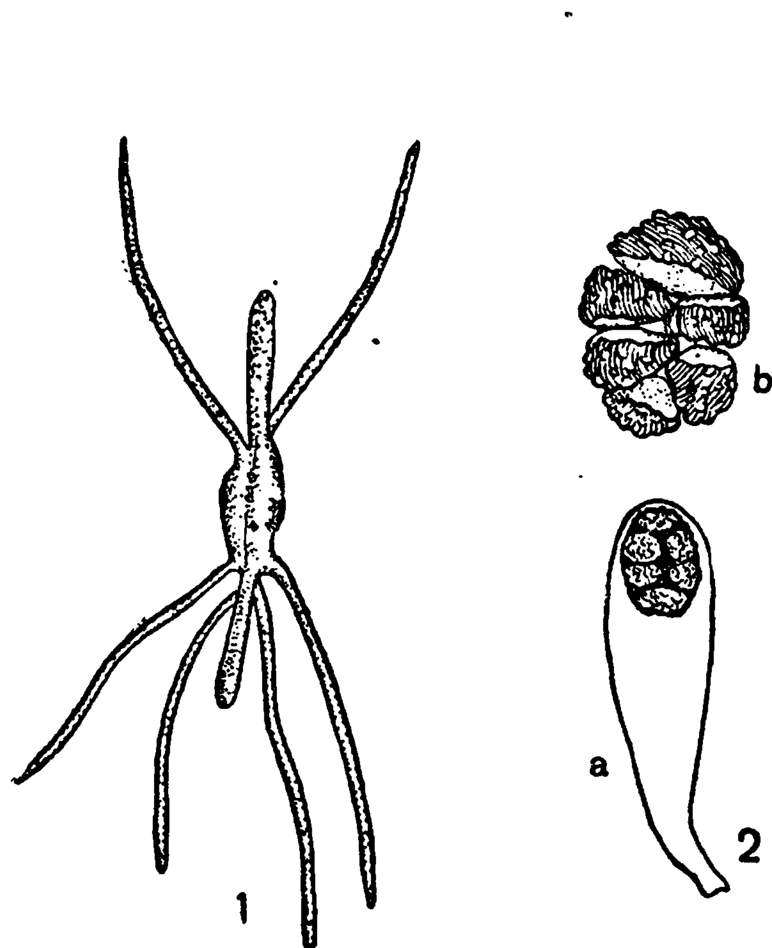


Рис. 138. *1* — Entomospora antarctica, аскоспора, *2* — Saccobolus, *a* — споры в сумке, склеенные в плотное тело, *b* — распадение на отдельные споры после выбрасывания из сумки.

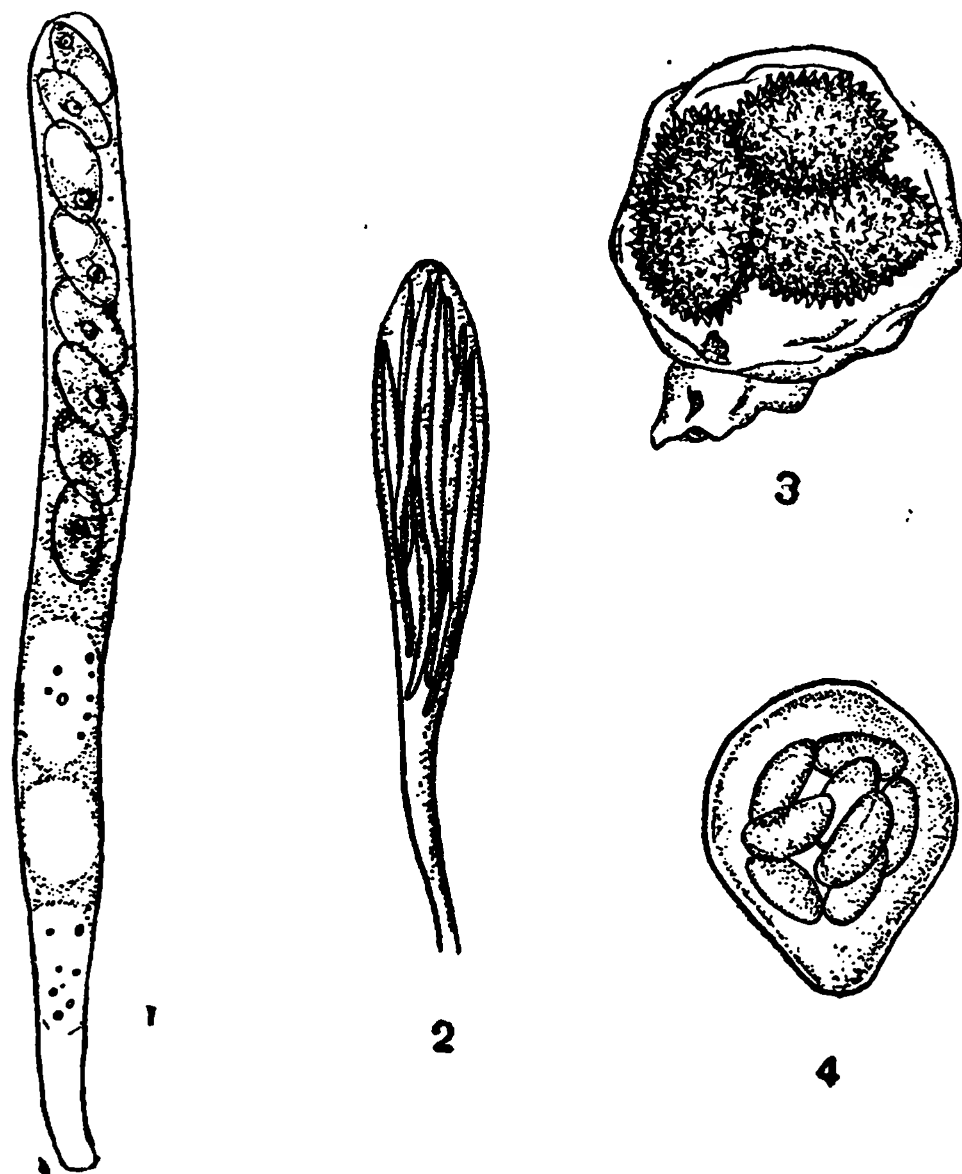


Рис. 139.— Сумки: *1* — Sclerotinia, *2* — Rhytisma, *3* — Tuber, *4* — Sphaerotheca.

anserina, где образуется восемь ядер в сумке и четыре первично двуядерных аскоспоры (рис. 137, *2*).

Строение аскоспор. Нормальные первично одноядерные аскоспоры часто остаются такими до конца, но нередко также они делаются вторично многоядерными (например у Verpa bohemica в зрелой споре — несколько десятков ядер) или даже многоклетными (например у многих Sphaeriaceae и у многих других; рис. 62). Клетки в такой сложной споре остаются до конца плотно соединенными, хотя и прорастают каждая самостоятельно; реже, как у Pleurage zygospora, происходит распадение такой споры, и таким образом число их в сумме увеличивается (в данном случае удваивается; рис. 70).

По своему внешнему строению аскоспоры в разных случаях бывают неодинаковы. Чаще всего они представляют круглые или овальные одноклетные образования с более или менее гладкой бесцветной или окрашенной оболочкой и одной или несколькими каплями жира. В других случаях они вытягиваются в нитевидные образования, оставаясь при этом одноклетными (Rhytisma) или получая ряд поперечных перегородок (Claviceps). У многих родов многоклетные споры имеют не только поперечные, но и продольные перегородки (Cucurbita-

[1] У одного, точно не установленного, вида Pleurage обнаружено даже 512 спор в сумке. Надо полагать, что в этом случае в ней имеет место девять последовательных делений ядер. Наконец, у Thelebolus происходит, повидимому, 10 делений (более 1000 аскоспор в сумке).

ria и др.). Оболочка у многих видов снаружи несет шипики (Tuber melanasporum) или ребрышки (Tuber aestivum) и т. п. (рис. 139). Наконец, в некоторых случаях аскоспора имеет особые придатки в виде нитевидных твердых выростов (Entomospora из Exoascaceae рис. 138, *1*) или слизистых шнуров (Pleurage), или, наконец, споры окружены сплошной слизистой оберткой (Ascobolus). В последнем случае споры склеиваются нередко слизью в общую массу. Такое же, но более прочное соединение спор в общий пакет наблюдается у некоторых других Ascobolaceae, например, у Rhyparobius или Saccobolus (рис. 138, *2*), где они срастаются непосредственно своими твердыми стенками (о строении аскоспор см. также стр. 124).

Строение сумки и рассеивание аскоспор. Что касается подробностей формы и строения сумок, то здесь также наблюдается достаточное разнообразие. Наиболее типичной нужно считать форму сумки в виде вытянутого цилиндрического тела с суженным нижним концом, или ножкой. Споры в ней помещаются, плавая в водянистом содержимом верхнего конца, располагаясь в один ряд или в два, или неопределенной кучкой, причем нередко расположение их оказывается систематическим признаком. Нижний конец сумки заполнен эпиплазмой с гликогеном (рис. 139, *1*). Такие сумки характерны для большинства дискомицетов и очень многих пиреномицетов, и указанная форма их стоит в соответствии с активным выбрасыванием спор, которое им свойственно. Оно вызывается тем, что в известный момент гликоген эпиплазмы начинает ферментироваться, превращаясь в сахар. Этим повышается тургорное давление в сумке, под влиянием которого оболочка ее сначала растягивается и затем разрывается в заранее определенном месте или на самой верхушке, где наблюдается некоторое взбухание и как бы утолщение ее, или кольцевой трещиной, отделяющей верхнюю часть сумковой оболочки в виде крышечки. Тот или другой способ вскрывания сумки является постоянным признаком и иногда характеризует даже целые большие группы. Например, порядок Pezizales делится на две группы: Operculatae (с крышечкой) и Inoperculatae (без крышечки); каждая из них содержит по нескольку семейств. У многих других форм сумки имеют более или менее округлые или овальные очертания, нередко мало постоянные. Это особенно характерно для Plectascales и Tuberales, где они помещены в замкнутом, не открывающемся плодовом теле (рис. 139, *3*). Такие сумки не выбрасывают активно своего содержимого, и их оболочки часто полностью исчезают (ослизняются) ко времени созревания. Споры в них лежат часто без всякого определенного порядка. Ослизнение сумковых оболочек наблюдается также и у многих пиреномицетов. В этих случаях аскоспоры выдвигаются из отверстия перитеция общей слизистой массой, образованной за счет оболочек сумок, парафиз и других внутренних клеток.

Сумковая оболочка большей частью довольно тонкая и бесцветная, хотя иногда и диференцирована на два слоя, выявляющиеся в момент сильного растягивания сумки перед ее эякуляцией, но у некоторых, например у Erysiphaceae она отличается значительной толщиной (рис. 139, *4*) (здесь сумка в плодовом теле зимует, и ее толстая прочная оболочка, может быть, стоит в связи с этими условиями).

Половые органы и половой процесс. Строение половых органов и самая форма оплодотворения, ведущего к развитию аскогенных гиф и затем сумок на них, также были достаточно выяснены выше (см. стр. 42 и след.). Поэтому здесь можно ограничиться только следующими положениями.

У преобладающего большинства аскомицетов, имеющих половой процесс, женский половой орган оплодотворяется антеридием. При этом оба они лишены диференцировки своего содержимого в виде обособленных гамет или даже отставания содержимого от оболочки, напоминая с этой стороны гаметангии зигомицетов и отличаясь, наоборот, от оогониев оомицетов. У некоторых низших аскомицетов мужской и женский органы даже мало отличаются по форме и величине друг от друга и этим также напоминают зигомицетов (рис. 38, *4*).

Половые органы образуются на особых ветвях, мужской и женской, развивающихся, насколько это до сих пор выяснено, обе преимущественно на одном

мицелии (гомоталлизм). Мужская ветвь, состоящая из одной или нескольких клеток, заканчивается одноклетным антеридием. Что касается женской ветви, называемой здесь **архикарпом**, то она часто имеет более сложное строение. В простейшем случае она состоит из одной только клетки — оогония, или точнее, аскогона, или еще из одной короткой клетки — ножки под ним (Erysiphaceae). В большинстве других случаев конечный участок женской ветви развит в виде трихогины, состоящей из одной (Pyronema) или нескольких клеток (Lachnea, Ascobolus; рис. 38, *1*, *3*). Ниже сравнительно узкой трихогины помещается более расширенная область аскогона, представленная в свою очередь или одной клеткой (Pyronema), или несколькими, лежащими друг за другом (Ascobolus). И в этом втором случае обычно только одна из них оплодотворяется и развивает аскогенные гифы (функционирует как оогоний, или аскогон), но иногда эта функция принадлежит нескольким из них (Ascobolus furfuraceus, Rhizina undulata; рис. 38, *2*, *7*). Ниже области аскогона основание женской ветви занято ножкой, сложенной обычно из нескольких клеток. Весь сформированный таким образом архикарп обыкновенно закручен в спираль, или клубок, и лишь трихогина часто высовывается из него своим концом к антеридию, если последний несколько удален от архикарпа (как у Ascobolus carbonarius или Venturia inaequalis). Чаще же мужская и женская ветви расположены в непосредственной близости и обвиваются друг около друга, образуя общий клубок.

В некоторых случаях половые ветви проходят более или менее прямо, не скручиваясь, и отличаются тогда от остальных гиф, слагающих зачаток плодового тела главным образом более крупными размерами своих клеток (рис. 38, 7) (Spathularia, Rhizina). Развитые таким образом половые ветви, специально архикарп, получили уже издавна название **воронинской гифы**, в честь известного русского миколога М. С. Воронина.

Оплодотворение в большинстве случаев заключается в том, что трихогина прикладывается к антеридию, и через образующееся в оболочке отверстие в нее переливается антеридиальное содержимое. Оттуда оно переливается далее в аскогон, и там, в той или другой клетке его, мужские ядра ассоциируются попарно с женскими, образуя дикарионы Последние переходят в развивающиеся затем аскогенные гифы, и наконец, пары ядер сливаются каждая в одно диплоидное ядро в формирующейся сумке.

У значительно меньшего числа аскомицетов имеется иной тип полового процесса. Архикарпы при этом сохраняют то же сложение из аскогона и большей частью многоклетной трихогины. Что же касается мужских органов, то они представлены здесь не антеридиями, а спермациями. Последние по строению и развитию сходны с конидиями и представляют небольшие одноядерные клетки, покрытые оболочкой. Они развиваются нередко на значительном расстоянии от архикарпа, иногда даже на других экземплярах (раздельнополость), и попадают на трихогину, перенесенные ветром или мелкими животными. Там спермации переливают в трихогину свое оплодотворяющее содержимое, а оттуда оно, повидимому, переходит в нижнюю аскогонную часть архикарпа, где и образуются дикарионы. После этого дальнейшее развитие идет так же, как и в первом случае. Как было указано выше (стр. 44), такой способ оплодотворения имеется у Laboulbeniales, но, кроме них, он указывается и у других сумчатых грибов, например у некоторых из тех, которые входят в состав лишайников. Их карпогон состоит из закрученной в клубок аскогонной части и многоклетной прямой трихогины. Последняя в некоторых случаях сама дорастает до спермациев и воспринимает их на свою поверхность. Подобное же явление отмечается кое-где и у свободно живущих аскомицетов, например у Bombardia из пиреномицетов (рис. 140).

Отмеченным различиям формы оплодотворения многие авторы придают очень большое значение, усматривая в оплодотворении при посредстве спермациев большое сходство с половым процессом у красных водорослей, где также спермаций переносится на трихогину женского полового органа и переливает в нее свое содержимое. Это дает некоторым даже основание филогенетически

выводить аскомицетов из красных водорослей. Однако нужно указать, что подробности этого полового процесса у аскомицетов изучены далеко не достаточно. Высказываются даже сомнения, действительно ли происходит здесь оплодотворение (это относится даже к лучше других изученному лишайнику Collema, а также к Laboulbeniales, где спермации очень распространены, довольно много изучались и где других органов, которые можно было бы толковать как мужские, неизвестно). Далее, нужно принять во внимание, что предполагаемое оплодотворение спермациями, кроме Laboulbeniales, распространено у грибов очень мало (и почти так же мало у лишайников). По существу оно указывается только у небольшого числа отдельных представителей, например у Ascobolus carbonarius, тогда как у близкого Ascobolus magnificus имеется настоящий антеридий (стр. 42, рис. 38, *1*, *3*). Если даже и признать, что в таких случаях спермаций действительно производит оплодотворение, то можно думать, что такая функция приобретена им вторично в замену утраченного антеридия, а по первоначальному

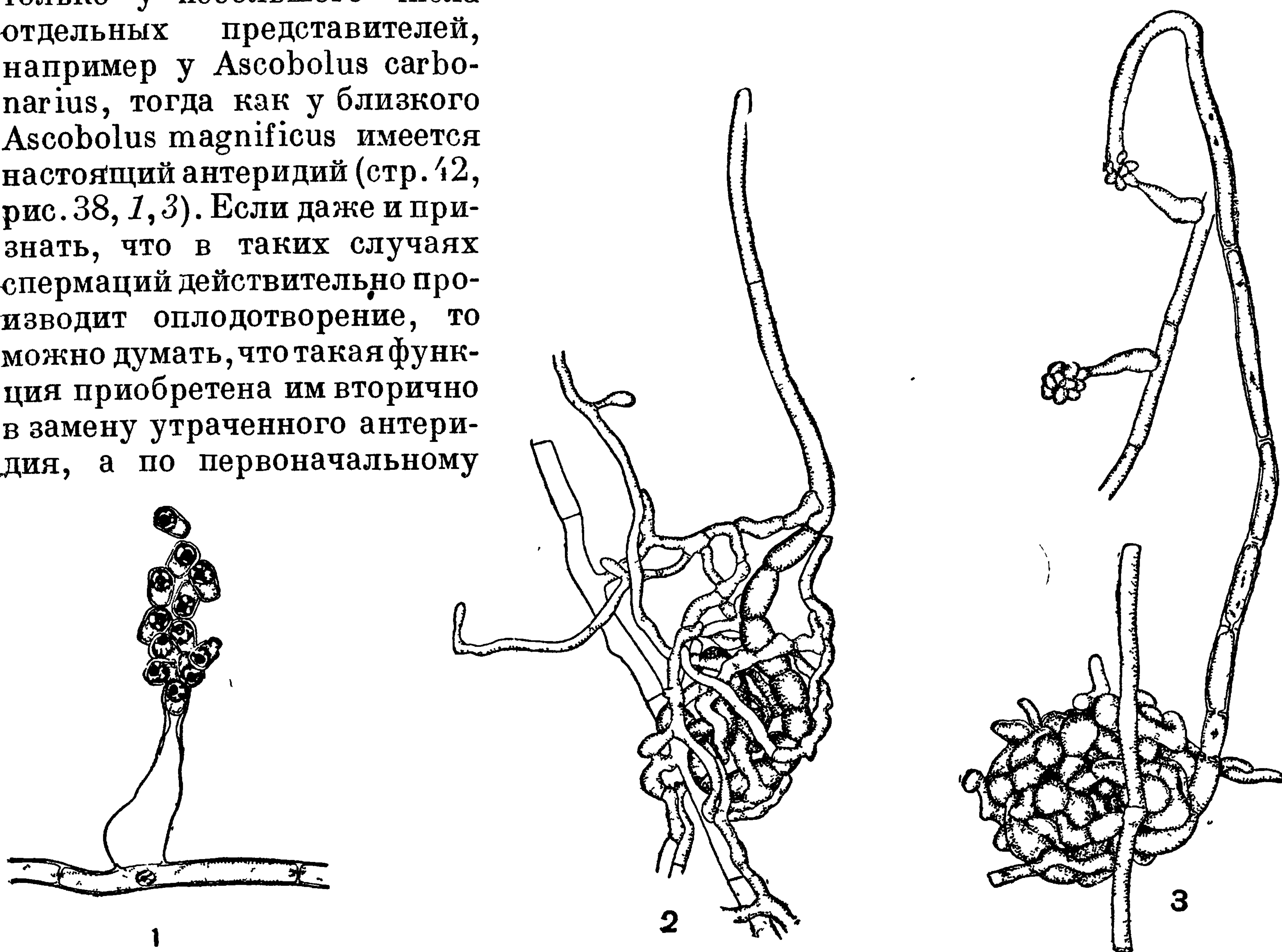


Рис. 140. Bombardia, *1* — гаплоидные конидии; *2* — спирально закрученный архикарп с прямой многоклетной трихогиной; *3* — трихогина архикарпа прикладывается к группе конидий (спермациев).

значению такой спермаций соответствует гаплоидной конидии бесполого размножения. В пользу такого толкования можно привести то, что аналогичные гаплоидные конидии у некоторых гетероталличных аскомицетов и базидиомицетов также служат отчасти половой функции, передавая пол одного знака на гаплоидный мицелий другого знака и этим способствуя переходу в диплоидное состояние. Особенно известно это явление у ржавчинных грибов и некоторых гименомицетов, причем ни у тех, ни у других женских половых органов вообще не имеется. То же самое отмечается и у некоторых гетероталличных аскомицетов, например у Ascobolus stercorarius или Sclerotinia gladioli. При этом такие гаплоидные конидии действуют на мицелий другого пола, вызывая в нем развитие архикарпов и антеридиев и затем половой процесс между ними. Таким образом, в этих случаях гаплоидные конидии сами не производят действительного оплодотворения, хотя и имеют известное отношение к половому развитию, стимулируя действительный половой процесс между антеридием и архикарпом или дальнейшее развитие последнего апогамным путем.

Если принять такую точку зрения, которая нам кажется более вероятной, то половой процесс аскомицетов нужно сравнивать не с оплодотворением красных водорослей, с которыми имеется только внешнее случайное сходство, а

с зигомицетами. Как было указано выше, в этом отношении действительно аскомицеты во многом напоминают зигомицетов, например отсутствием диференцировки на обособленные гаметы как в мужских, так и в женских органах, одинаковыми размерами и строением тех и других у низших аскомицетов. Притом указанные черты сходства отмечаются не у изолированных представителей, а у основной массы аскомицетов.

Каково бы ни было сложение половых органов (нашего первого или второго типа), самое оплодотворение, т. е. действительное слияние половых органов, у очень многих аскомицетов подавляется, и дальнейшее развитие идет апогамно. В связи с утратой половой функции у таких апогамных аскомицетов замечается редукция половых органов, при чем прежде всего исчезает антеридий, а затем нередко исчезает и архикарп. Однако и в этом последнем случае в известный момент возникают дикарионы в результате взаимодействия двух вегетативных клеток (см. стр. 43). Из них также развиваются аскогенные гифы с дикарионами и образуются сумки, причем в них происходит кариогамия. Лишь в немногих случаях, как у некоторых бесполых Protascales, сумки с самого начала содержат только одно ядро, и кариогамии в них не происходит.

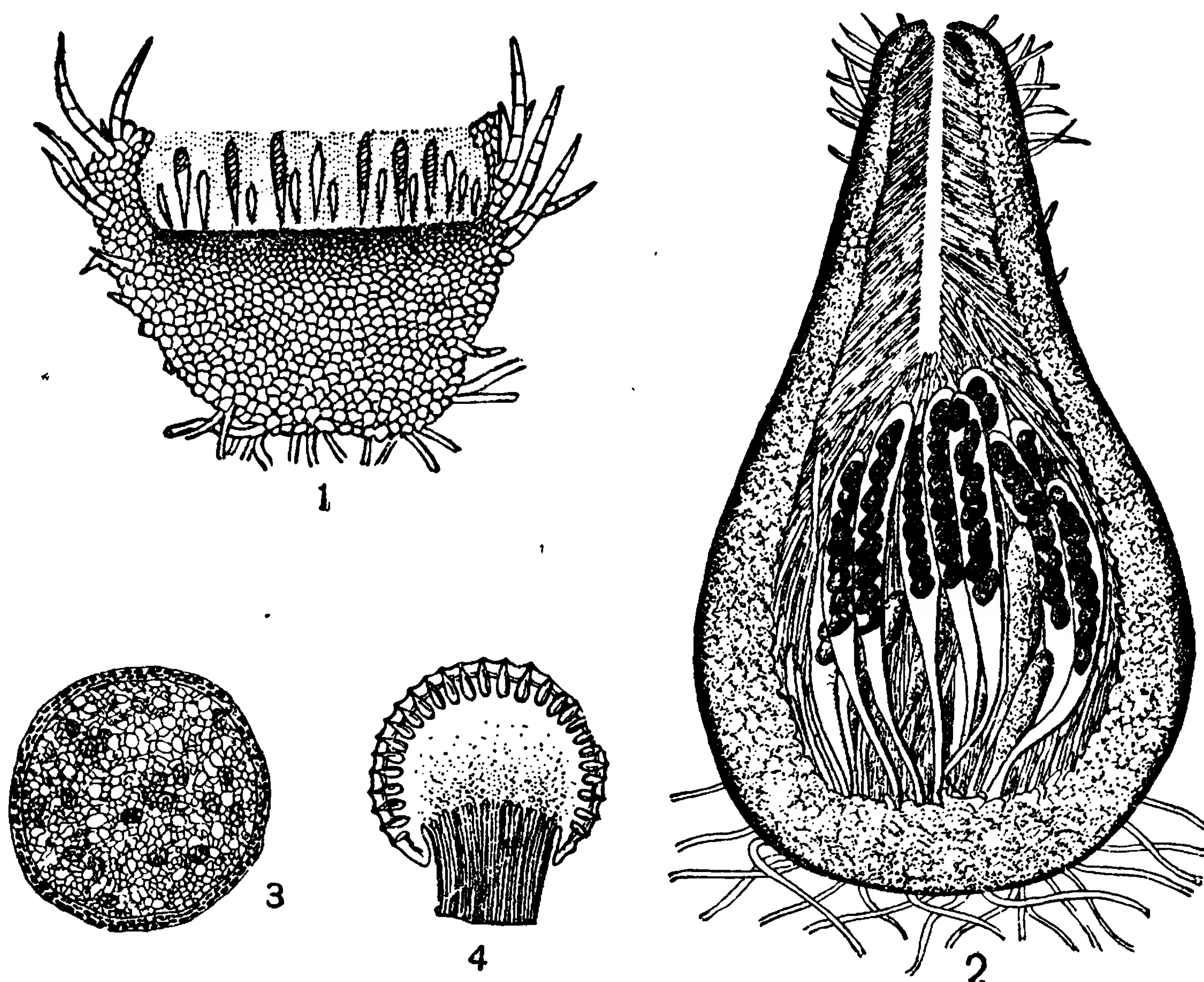


Рис. 141. Плодовые тела аскомицетов: *1* — апотеций Lachnea, *2* — перитеций Pleurage; *3* — клейстокарпий Aspergillus; *4* — сложные плодовые тела (из перитециев) у Claviceps.

Плодовые тела. У огромного большинства аскомицетов сумки располагаются не непосредственно на мицелии, а внутри или на поверхности особых плодовых тел, или аскокарпов. Они образуются из более или менее плотного сплетения гиф прозоплектенхиматического или параплектенхиматического характера и развивают в определенных местах свои сумки (о двойственной морфологической природе сумчатого плодового тела см. стр. 42).

По строению различают следующие типы плодовых тел:

1. Клейстокарпии. Плодовые тела совершенно замкнуты. Сумки имеют округлую форму и помещены внутри плодового тела, часто без определенного порядка (рис. 141, *3*). Они освобождаются вследствие общего разрушения оболочки (перидия) плодового тела (сгнивание) или вследствие ее разрыва, вызванного набуханием созревших сумок.

2. Перитеции. Плодовые тела полузамкнутые. Их оболочка, или перидий, представленная плотным сплетением и срастанием гиф, имеет большей частью форму кувшина с узким отверстием наверху. Со дна полости плодового тела параллельным путем поднимаются сумки вытянутой формы. По мере созревания они обычно высовываются через указанное отверстие наружу своими верхними концами и активно выбрасывают аскоспоры (рис. 141, *2*).

3. Апотеции. Плодовые тела при созревании открытые. У большинства они имеют плоскую блюдцевидную форму, и на их верхней свободной стороне широким слоем, называемым гимением, расположены сумки в перемежку с бесплодными нитями, называемыми парафизами. Сумки имеют цилиндри-

ческую форму и ориентированы вертикально и параллельно друг другу. По мере созревания они активно выбрасывают свои споры через верхний конец, слегка высовывающийся над общей поверхностью гимения (рис. 141, *1*).

Кроме простых плодовых тел, различают еще сложные. Они представляют тесное скопление плодовых тел, расположенных на так называемой строме (или ложе), имеющей в общем такое же плектенхиматическое строение и различную в разных случаях, иногда весьма сложную форму (рис. 141, *4*). Такие сложные плодовые тела встречаются часто у перитециев (например Xylaria, Claviceps и многие другие) и лишь редко наблюдается у апотециев (Cyttaria).

Бесполое размножение. Кроме основного сумчатого спороношения, у аскомицетов чрезвычайно распространены различные конидиальные спороношения, которые здесь весьма разнообразны и нередко различны у форм, ближайших по другим признакам. Далее, нередко даже и у одной формы в разные моменты и при разных условиях развиваются совершенно различные конидиальные спороношения (а затем еще сумчатое). Благодаря этому гриб в корне меняет свою физиономию на разных стадиях, и это явление получило название плеоморфизма (см. стр. 8), особенно характерного именно для аскомицетов. Наконец, у многих форм сумчатые спороношения встречаются редко, и они известны главным образом в конидиальном состоянии. Этим создается основа для так называемых несовершенных грибов (Fungi imperfecti), главная масса которых, надо полагать, происходит именно таким образом от аскомицетов. В естественных условиях конидиальное спороношение обыкновенно предшествует сумчатому, которое нередко развивается только в конце вегетации и даже иногда только на другой год после зимовки. Последнее, например, очень распространено среди многочисленных паразитных Sphaeriales. Конидиальные спороношения здесь нередко развиваются на той же строме, которая после зимовки дает перитеции.

Вегетативные органы. Мицелий сумчатых грибов всегда многоклетный и большей частью хорошо и нормально развитый. Цитологически он представляет гаплоидную фазу развития [1]. Клетки мицелия у некоторых форм одноядерные (Erysiphaceae и некоторые другие), но чаще содержат по нескольку ядер, не ассоциированных в дикарионы.

Систематическое деление обширного класса аскомицетов проводится главным образом на основании происхождения и расположения сумок. Таким образом прежде всего устанавливаются два подкласса: 1) Protoascomycetes, или Gymnoasci, 2) Euascomycetes, или Carpoasci.

Первые обнимают более примитивные формы, еще не выработавшие плодовых тел, в связи с чем сумки их возникают изолированно непосредственно на мицелии. В случае полового происхождения каждая сумка у них развивается прямо из зиготы, без посредства аскогенных гиф.

Euascomycetes, или Carpoasci, обнимают более высоко развитые формы. Они характеризуются наличием плодовых тел и тем, что сумки развиваются на аскогенных гифах, заключенных в общую ткань плодового тела.

В свою очередь каждый из этих подклассов делится на несколько порядков. Общий обзор этих делений может быть представлен в виде следующей таблицы:

I. Плодовых тел нет — подкласс Protoascomycetes, или Gymnoasci.

A. Мицелий часто представлен почкующимися клетками. Сумки, если они возникают половым путем, образуются прямо из зиготы. Большей частью сапрофиты.....................
1-й порядок Protascales.

B. Мицелий образован длинными гифами, сложенными из двуядерных клеток (диплоидный мицелий). На нем непосредственно развиваются сумки. Паразиты . . . .
2-й порядок Exoascales.

II. Имеются плодовые тела, внутри или на поверхности которых развиваются аски . . .
Carpoasci, или Euascomycetes.

A. Плодовые тела вполне замкнутые (клейстокарпии) . . Cleistomycetes.

1) Сумки расположены в плодовых телах без определенной ориентировки . . . .
3-й порядок Plectascales.

---

[1] Исключение представляют некоторые Taphrina, мицелий которых диплоидный (см. стр. 248).

2) Сумки расположены в плодовых телах параллельным пучком . . . .
4-й порядок Perisporiales.

В. Плодовые тела большей частью с узким отверстием на вершине (перитеции). Сумки расположены в них параллельным пучком . . . . Pyrenomycetes.

1) Плодовые тела светлоокрашенные, мясистые или кожистые, свободные или погруженные в стромы . . . 5-й порядок Hypocreales.

2) Плодовые тела всегда погружены в стромы черного цвета и не имеют собственной оболочки . . . . . 6-й порядок Dothideales.

3) Плодовые тела черные, углистой консистенции, свободные или погруженные в строму; в последнем случае сохраняющие собственную оболочку . . . .
7-й порядок Sphaeriales.

4) Плодовые тела приплюснутые, прикрытые сверху диском из темноокрашенных клеток. Позднее на вершине его образуется узкое отверстие . . . .
8-й порядок Hemisphaeriales.

5) Плодовые тела типа перитеция с узким отверстием на вершине. Они развиваются на так называемом receptaculum (вегетативное тело), сложенном из настоящей ткани. Экзофитные паразиты на насекомых, большей частью совершенно лишенные мицелия . . . .
9-й порядок Laboulbeniales.

С. Плодовые тела открытые (апотеции): сумки располагаются на их поверхности тесным слоем — гимением ... Discomycetes

1) Гимений долго остается закрытым и открывается продольным разрывом прикрывающего его слоя . . . 10-й порядок Hysteriales.

2) Гимений долго остается закрытым и открывается вследствие разрыва лопастями прикрывающего его слоя . . . 11-й порядок Phacidiales.

3) Плодовые тела открытые, мясистые, большей частью блюдцевидной формы, иногда на ножках. Гимений образуется на их верхней свободной поверхности . . . .
12-й порядок Pezizales.

4) Плодовые тела подземные, мясистые. В молодости они открытые, но затем делаются замкнутыми . . . 13-й порядок Tuberales.

ЛИТЕРАТУРА

Ames, 1932. A hermaphroditic self-steril but cross-fertil condition in Pleurage anserina. Bul. Torrey bot. Club, v. 59.

Baur, 1904. Untersuchungen ü. die Entwicklungsgeschichte der Flechtenapothecien. Bot. Ztg., Bd. 62.

Claussen P., 1912. Zur Entwicklugsgeschichte der Ascomyceten, Pyronema confluens. Zitschr. f. Bot., B. 4.

Dangeard P. A., 1907. L'origine du périthèce chez les Ascomycètes. Le Botaniste, v 10.

Dodge, 1920. The life history of Ascobolus magnificus. Mycologia, v. 12.

Dowding, 1931. The sexuality of Ascobolus stercorarius and the transportation of Oidia... Ann. of Bot., v. 45.

Drayton, 1934. The sexual mechanism of Sclerotinia gladioli. Mycologia, v. 26.

Gäumann, 1926, Vergleichende Morphologie der Pilze.

Guilliermond, 1911. Aperçu sur l'évolution nucléaire chez les Ascomycètes. Rev. gén. bot., v. 20.

Guilliermond, 1913. Le progrès de la cytologie des champignons. Progr. rei botan., v. 4.

Guilliermond, 1928. Recherches sur quelques ascomycètes inférieurs (Essai sur la phylogénie des Ascomycètes). Rev. gén. Bot., v. 40, № 474—479.

Gwynne Vaughan and Williamson, 1930. Contribution to the Study of Humaria granulata. Ann. of Bot., v. 44.

Gwynne Vaughan and Williamson, 1932. The Cytology and Development of Ascobolus magnificus. Ann. of Bot., v. 46.

Gwynne Vaughan and Williamson, 1934. The Cytology and Development of Ascophanus Aurora. Ann. of Bot., v. 48.

Gwynne Vaughan, 1937. Contribution to the Study of Lachnea melaloma. Ann. of Bot., v., 51.

Harper, 1900. Sexual reproduction in Pyronema confluens. Ann. of Bot., v. 14.

Jolivette H. D., 1918. Spore formation in Philocopra coeruleotheca. Amer. Journ. of Bot., v. 5.

Kerl, 1937. Regenerationsversuche an Fruchtkörpern und andere entwicklungsphysiologische Untersuch. bei Pyronema confluens. Zeitschr. f. Bot., Bd. 31.

Kniep, 1928. Die Sexualität der niederen Pflanzen. Jena.

Komarnitzky N., 1914. Ü. Sporenbildung bei Verpa bohemica. Ann. mycol., v. 12.

Moreau F., 1925. Recherches sur quelques lichens. Rev. gén. de Bot., v. 37.

Moruzi, 1932. Recherches cytologiques et experiment. sur la formation des perithèces chez les Ascomycètes. Thèse, Paris.

Raymond, 1934. Contribution à la cytologie des Ascomycètes. Le Botaniste, v. 26.

Swingle D. B., 1934. Fertilization in Ascodesmis nigricans van Tiegh. Amer. Journ. of Bot., v. 21.

I. Подкласс Protoascomycetes, или Gymnoasci

Этот небольшой подкласс аскомицетов (приблизительно 300—400 видов) характеризуется, как было указано выше, тем, что плодовые тела здесь отсутствуют, и сумки развиваются одиночно непосредственно на мицелии. Сюда относятся два порядка: Protascales и Exoascales.

1. ПОРЯДОК PROTASCALES

К порядку Protascales, или первично-сумчатых, относится около 300 видов, преимущественно сапрофитов. Как показывает самое название — первично-сумчатые, сюда относятся наиболее примитивные формы. По некоторым чертам они занимают еще переходное положение между фикомицетами (специально зигомицетами) и более высокостоящими аскомицетами. Здесь устанавливаются следующие семейства:

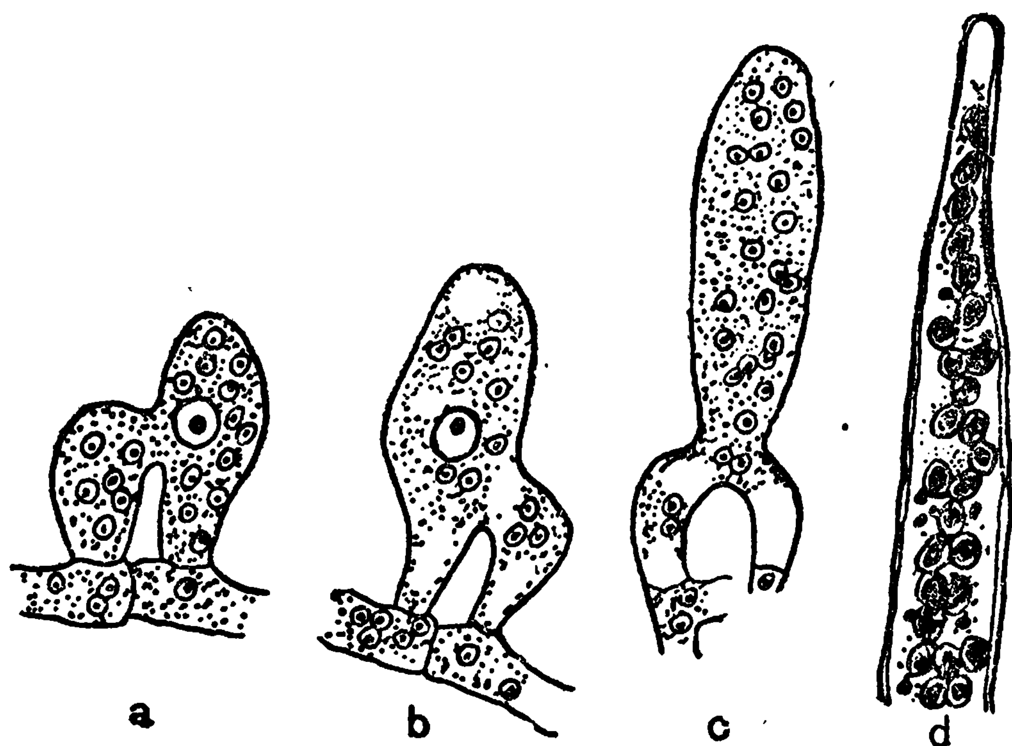


Рис. 142. Dipodascus albidus, копуляция и развитие сумки.

1. Семейство Dipodascaceae. Сумки большей частью многоспоровые. В случае полового происхождения их они возникают часто в результате копуляции двух многоядерных гаметангиев.

2. Семейство Endomycetaceae. Сумки не многоспоровые (большей частью 8 или 4 споры). Они возникают в результате копуляции двух одноядерных гаметангиев.

3. Семейство Saccharomycetaceae. Сумки не многоспоровые (как у Endomycetaceae). При половом их происхождении они возникают в результате попарной копуляции одноядерных клеток. Вегетативный мицелий распадается на отдельные клетки, размножающиеся почкованием (реже делением пополам).

1. **Сем. Dipodascaceae.** К этому семейству относятся наиболее примитивные формы, стоящие на границе между зигомицетами и собственно аскомицетами.

Как первые примеры их можно взять Dipodascus и Ascoidea, развивающиеся иногда как сапрофиты в истечениях из пораненных стволов берез и других растений. Dipodascus albidus имеет многоклетный мицелий из многоядерных клеток, легко распадающийся на оидии. При образовании сумок на нем происходит половой процесс, напоминающий зигогамию мукоровых и состоящий в копуляции двух многоядерных гаметангиев. Они образуются как боковые выросты двух соседних клеток гифы мицелия и часто несколько отличаются по величине друг от друга, но внутреннее строение их совершенно одинаково, без всякой диференцировки на отдельные гаметы. В отличие от мукоровых при копуляции не происходит множественной кариогамии, а сливаются, повидимому, только два ядра, по одному из каждого гаметангия. Оставшиеся без копуляции ядра в дальнейшем отмирают, а крупное копуляционное ядро многократно делится, и около

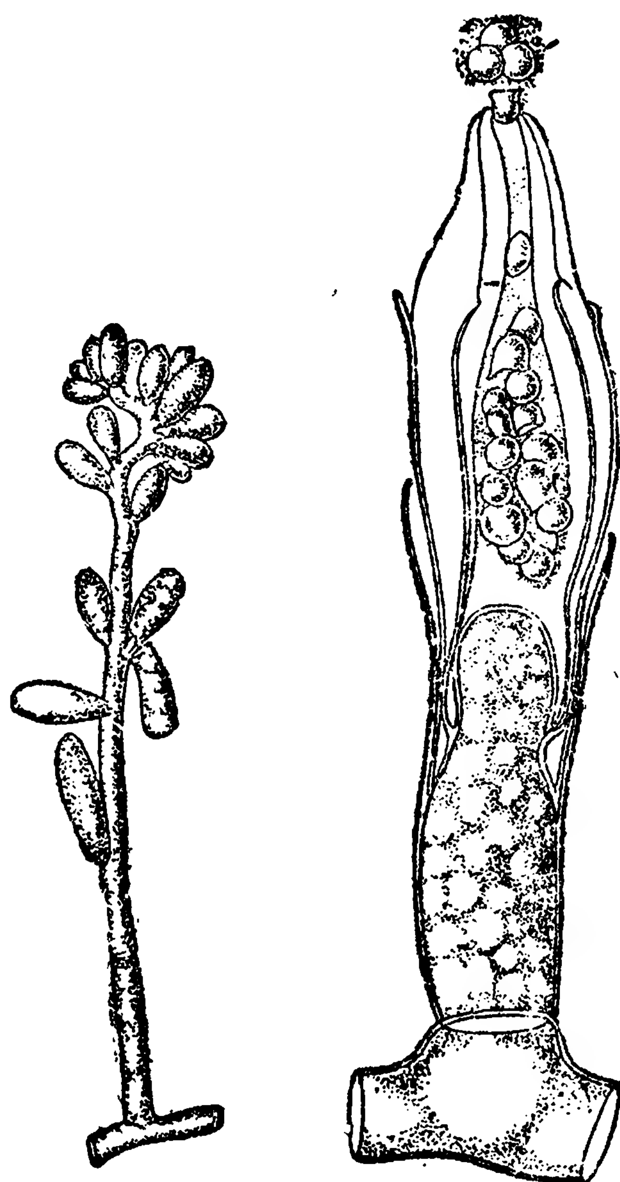


Рис. 143. Ascoidea rubescens: *1* —конидии; *2* — сумка.

каждого из получившихся таким путем многочисленных новых ядер обособляется по аскоспоре (рис. 142). У недавно описанного (Briggs, 1937) Dipodascus uninucleatus клетки мицелия и половые клетки одноядерны. Копуляционное ядро в развивающейся сумке делится многократно, и формируется много спор.

Ascoidea rubescens имеет также многоклетный мицелий, сложенный из многоядерных клеток, в молодости бесцветный, затем буреющий. На нем образуются конидии и затем сумки. Последние развиваются из коротких боковых ветвей мицелия и залагаются сразу как многоядерные клетки (рис. 143). Согласно исследованиям Varitchak (1928), в зачатке сумки диференцируются среди многих других два более крупных ядра, которые сливаются, и копуляционное ядро многократно делится. Аскоспоры образуются в большом количестве и только около этих ядер, берущих начало от копуляционного ядра, тогда как другие дегенерируют. Таким образом, развитие сумки Ascoidea весьма напоми-

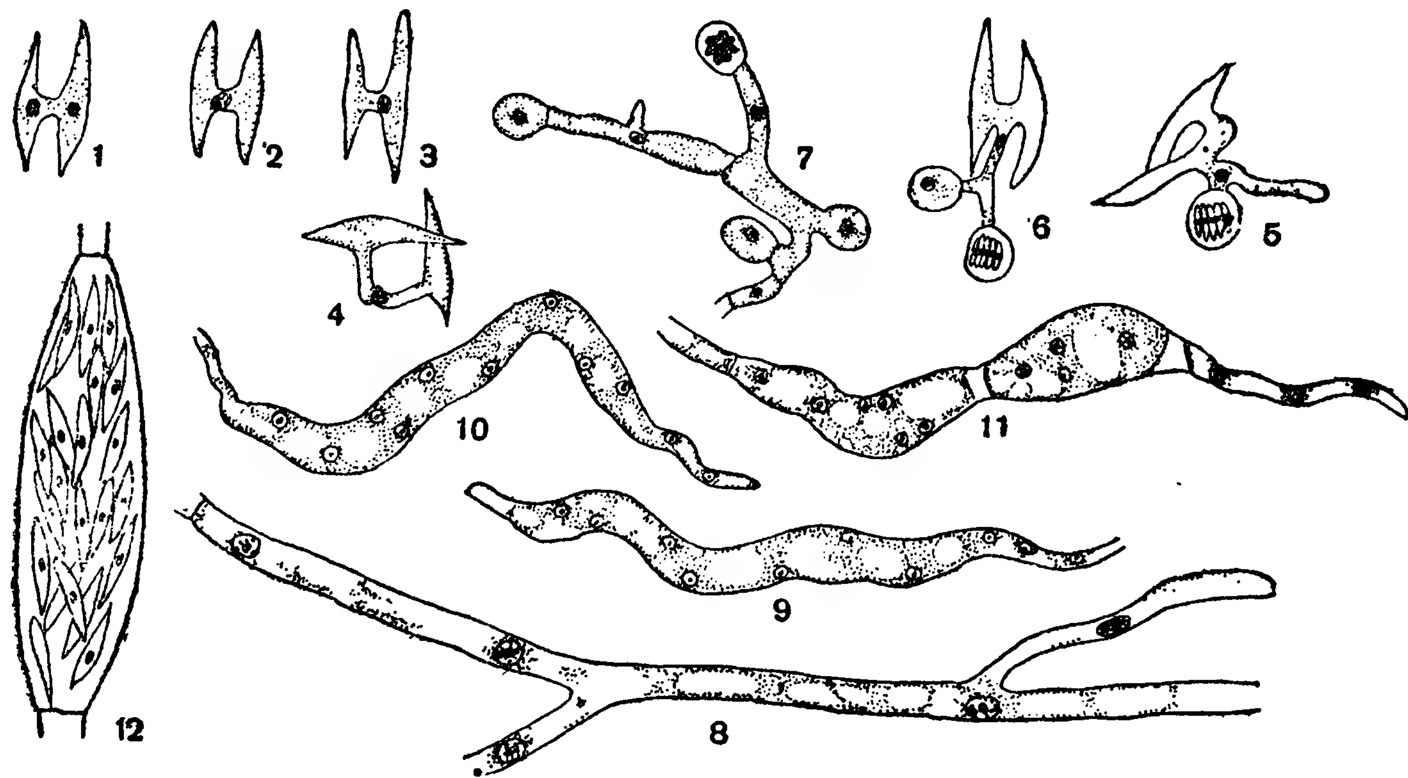


Рис. 144. Spermatophthora gossypii: *1—4* — копуляция спорангиоспор; *5*, *6*—развитие в них коротких гиф с сумками; *7* — то же, более сильно развитые гифы; *8* — участок вегетативного клеточного мицелия; *9—11* — развитие на нем спорангиев; *12* — зрелый спорангий.

нает Dipodascus, только здесь имеет место не типичное оплодотворение, а своеобразная автогамия (слияние двух ядер в зачатке сумки).

Более отличаются от описанных выше представителей Spermatophthora и Pericystis, систематическое положение которых вообще довольно неопределенно.

Spermatophthora gossypii паразитирует на семенах хлопчатника. Ее история развития, изученная Guillermond (1927), представляется в следующем виде. На многоядерном неклеточном мицелии развиваются терминально или интеркалярно спорангии, многоядерные с момента заложения и образующие затем большое количество веретеновидных одноядерных спор. Вывалившись наружу, споры попарно копулируют друг с другом, причем их ядра сливаются в копуляционном мостике (рис. 144, *1—3*). Из него затем вырастает большею частью короткая трубка, развивающая на конце сумку с восемью также веретеновидными спорами. Иногда трубка вырастает более значительно, делается многоклеточной и ветвится, развивая в конце несколько сумок (рис. 144, *6*, *7*). Таким образом, у Spermatophthora имеется как бы два состояния. Одно, так сказать, фикомицетное, представленное неклеточным мицелием с спорангиями (точнее гаметангиями), и другое аскомицетное, развивающееся после копуляции и кончающееся асками. Эти черты указывают на промежуточное положение Spermatophthora, которую, пожалуй, с равным правом можно отнести как к фикомицетам, так и к аскомицетам.

Еще более неопределенное положение занимает Pericystis. Один из видов его, P. apis, паразитирует на личинках пчел, вызывая у них заболевание,

известное под названием «каменной, или известковой, детки». Грибок этот легко культивируется в сапрофитных условиях и оказался, по исследованиям Claussen (1921), гетероталличным с некоторым половым диморфизмом даже в мицелии. Последний — многоклеточный, сложенный из многоядерных клеток. Половой процесс, развивающийся при встрече двух разнородных в половом отношении мицелиев, заключается в слиянии двух многоядерных гаметангиев. Они здесь резко отличаются по величине, и один из них, меньший, переливает свое содержимое в больший. Поэтому первый был назван антеридием, а второй оогонием, чем гриб сближался в известной степени с оомицетами. Однако, толкуемый как оогоний более крупный гаметангий, так же как и более мелкий, совершенно лишен диференцировки своего содержимого. Поэтому кажется более правильным видеть здесь просто гетерогамную зигогамию, подобно тому, как и у мукоровых иногда отмечается значительное различие в размерах сливающихся гаметангиев. После слияния следует множественная кариогамия и затем деления копуляционных ядер (вероятно, с редукцией хромозом). Около получившихся ядер залагаются многочисленные споры, которые у Pericystis apis иногда склеиваются в шары (рис. 145). Однако, как показали новые исследования Varitchak (1932, 1933), это склеивание здесь далеко не обязательно, а у другого вида, Pericystis alvei, который также развивается в сотах, но на перге (пыльца, собранная как пища для личинок) этого и вообще никогда не бывает.

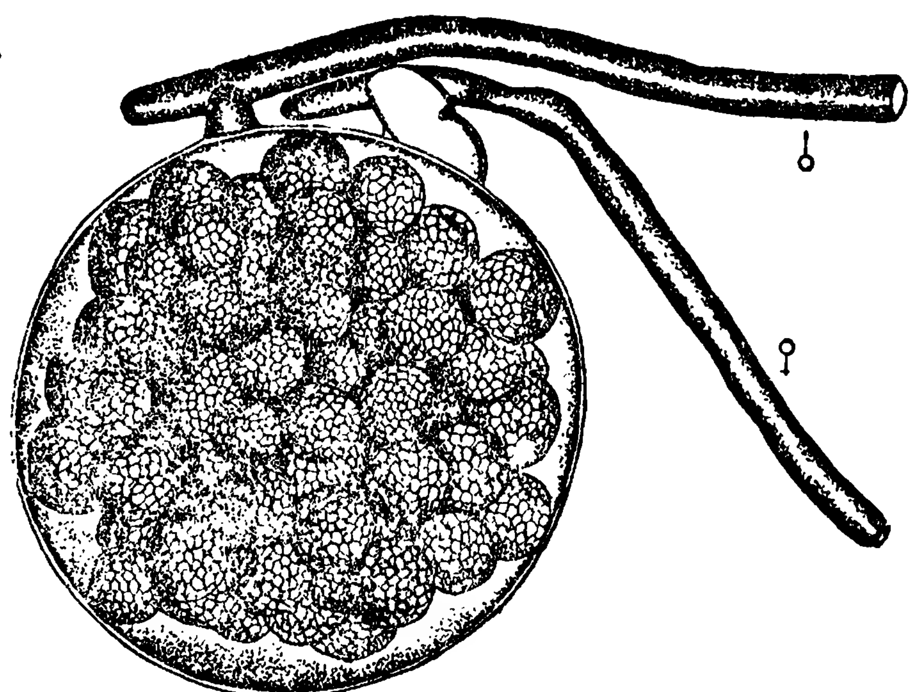


Рис. 145. Pericystis apis, оогоний с шаровидными группами спор.

Таким образом, Pericystis может быть истолкован как фикомицет с гетерогамной зигогамией, причем, как у мукоровых, здесь происходит множественная кариогамия. Однако он отличается от типичных фикомицетов не только многоклетным мицелием, но и особенно тем, что зигота здесь без периода покоя немедленно прорастает в зародышевый спорангий. Эти последние черты уже представляют известный переход к Protascales, у которых сумка имеет по существу такое же происхождение и может быть гомологизирована с зародышевым спорангием фикомицетов.

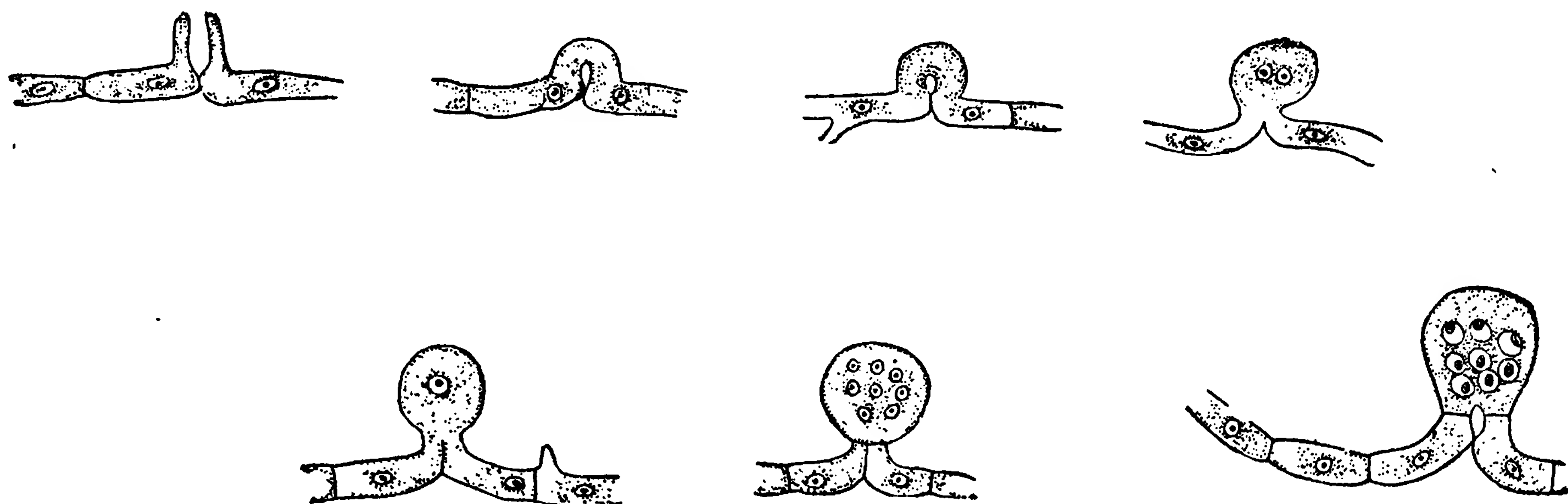


Рис. 146. Eremascus fertilis, оплодотворение и развитие сумки.

2. Сем. Endomycetaceae. В качестве исходного для данного семейства может быть взят род Eremascus с двумя видами — E. fertilis (рис. 146) и E. albus. Подробнее изучен первый. Он имеет многоклетный мицелий, сложенный из одноядерных преимущественно клеток. При образовании сумки две клетки гифы образуют вблизи отделяющей их перегородки короткие боковые отростки, куда переходит по одному ядру (ядра производящих их клеток предварительно делятся). Затем отростки копулируют своими концами, причем вскоре за этим

сливаются и их ядра. Зигота разрастается и отделяется перегородками от производящих ее клеток гифы и прямо развивается в сумку с 8 спорами (рис. 146). При этом, конечно, копуляционное ядро ее делится три раза. Сходное развитие имеет и E. albus за тем отличием, что здесь копуляционные отростки длиннее и закручиваются друг около друга спирально (этим они чрезвычайно напоминают копуляционные ветви Piptocephalis из мукоровых).

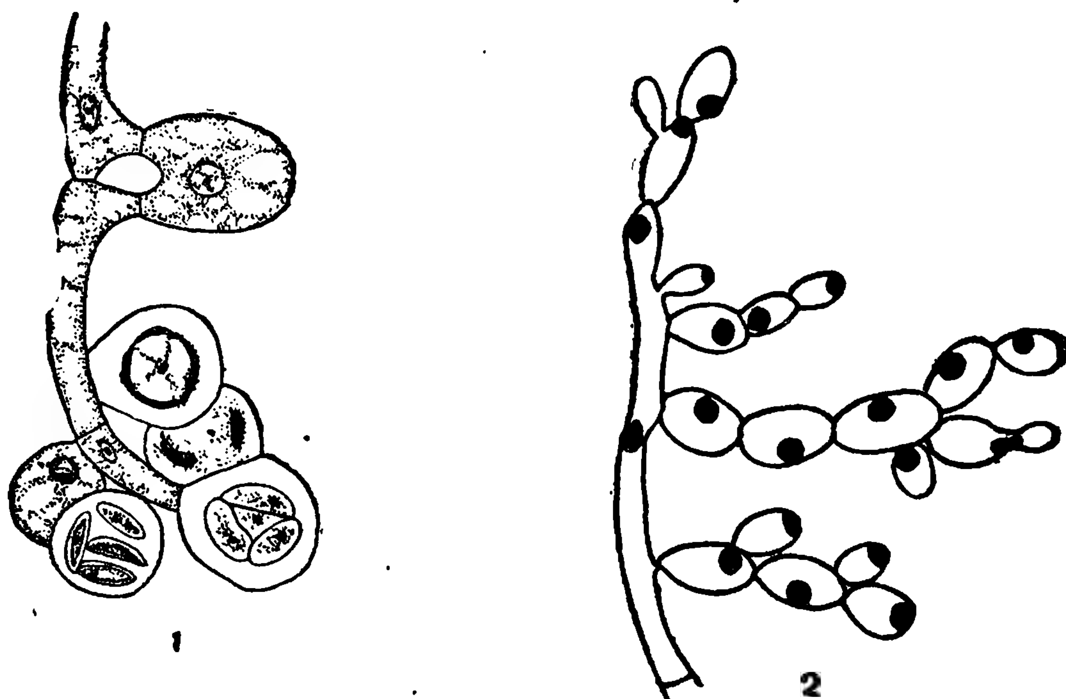


Рис. 147. Endomyces fibuliger: *1* — образование сумок (бесполым и половым путем); *2* — почкование мицелия.

Близко к Eremascus стоит род Endomyces с более многочисленными и распространенными видами. У End. fibuliger наблюдается постепенная утрата полового процесса. Изредка сумки образуются здесь, так же как и у Eremascus, в результате копуляции боковых отростков. Однако гораздо чаще копуляция не доходит до конца, и копуляционные отростки, или чаще один из них, развиваются апогамически в сумки (рис. 147, *1*). Наконец, весьма часто не образуется совсем и копуляционных отростков, и сумки развиваются прямо из вегетативных клеток мицелия. Они здесь содержат по 4 споры довольно своеобразного строения в виде полушаровидных телец с утолщенным ободком на границе приплюснутой части (напоминают по форме шляпу-котелок). У ряда других видов сумки, насколько известно, всегда образуются без копуляции[1]. Названные виды Endomyces и ряд других, кроме аскоспор, обильно размножаются вегетативно распадением ветвей мицелия на почкующиеся клетки (рис. 147, *2*).

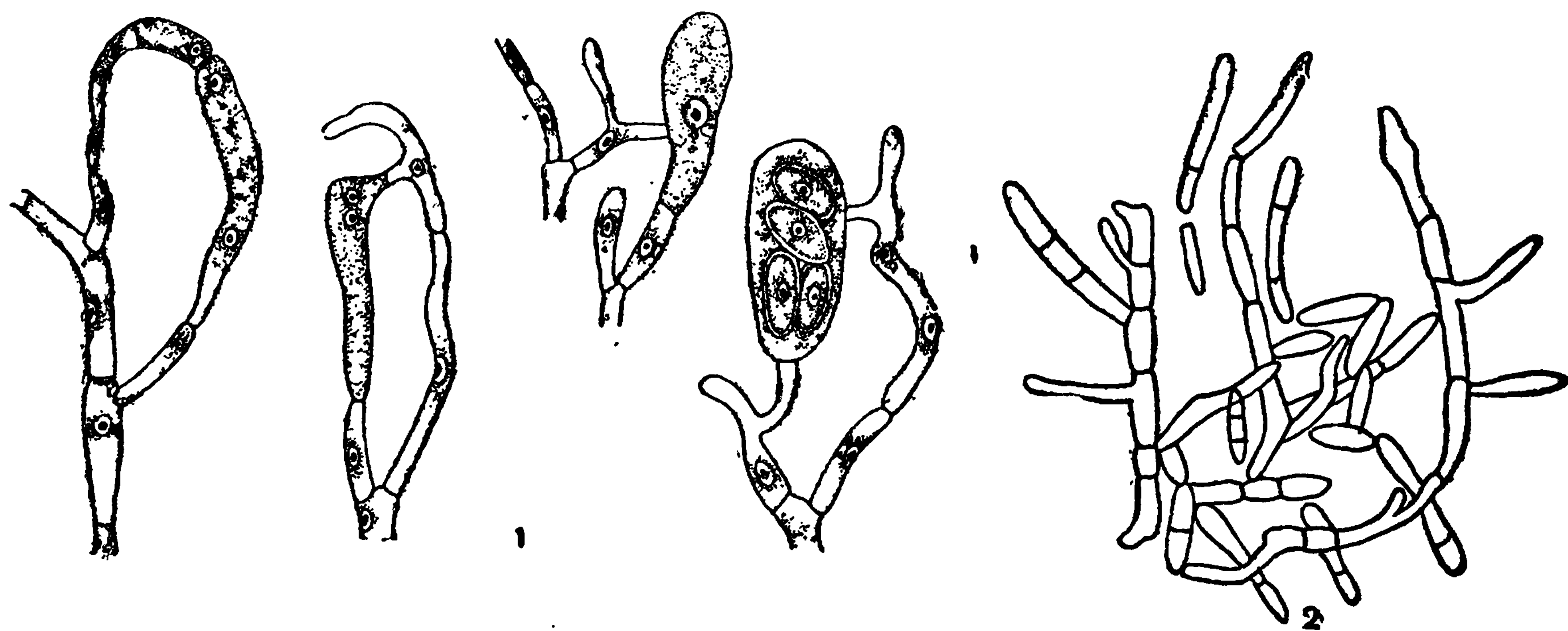


Рис. 148. Endomyces Magnusii: *1* — оплодотворение и развитие сумки; *2* — мицелий и распадение на оидии.

От указанных видов отличается End. Magnusii, нередко встречающийся у нас весной в истечениях пасоки из пораненных древесных стволов. У него сумки возникают половым путем в результате гетерогамной копуляции двух ветвей, из коих меньшая, мужская, переливает свое содержимое (с одним ядром) в большую, женскую. Последняя затем прямо развивается в четырехспоровую сумку (рис. 148, *1*). У названной формы имеется также обильное

[1] Здесь, как и у ряда других апогамных Protascales, такие бесполым путем возникающие сумки являются с самого начала одноядерными. Поэтому в них никакой кариогамии и следующей редукции не происходит. Этим они отличаются от сумок у Euascomycetes (даже и апогамных).

вегетативное размножение, но не почкованием, а путем образования оидий, размножающихся далее делением (рис. 148, 2). В этом отношении с ней сходен End. decipiens; что же касается его сумок, то они возникают апогамно и содержат по четыре споры в виде шляпы-котелка.

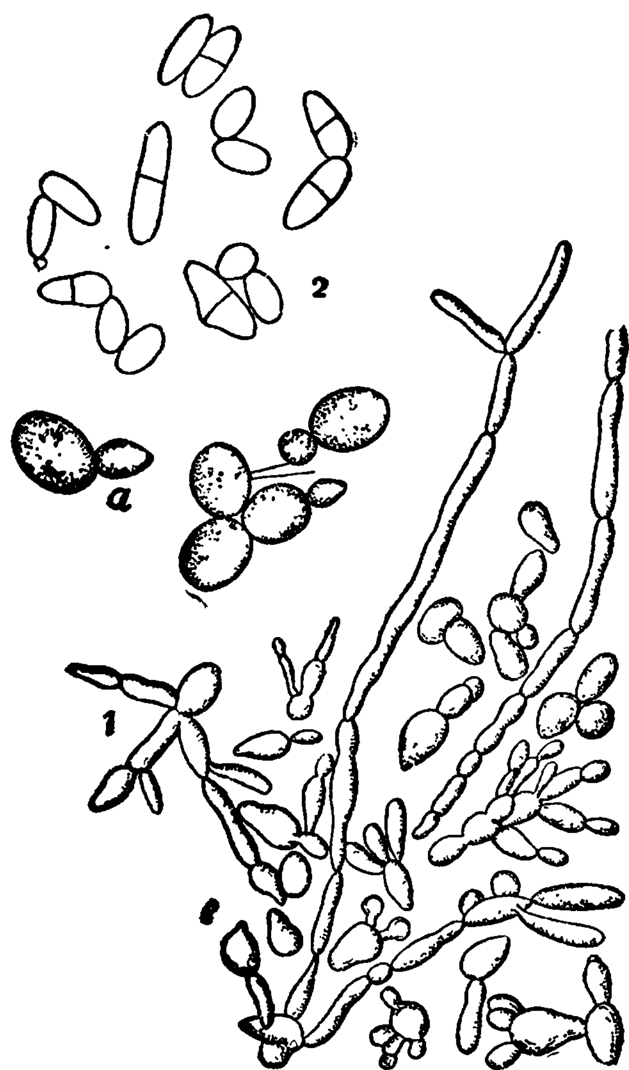


Рис. 149. Дрожжи, вегетативное размножение: 1 — почкование Saccharomyces cerevisiae: a — из молодой культуры, в — из поверхностной пленки старой культуры; 2 — Schizosaccharomyces octosporus, делящиеся дрожжи.

Сем. Saccharomycetaceae (дрожжевые грибы) близко примыкают к предыдущему. Характерным признаком вегетативного строения здесь является почкующийся мицелий, образуемый отдельными почкующимися клетками или соединенными в короткие цепочки. Лишь у немногих форм, как у Saccharomycodes Ludwigii или Pichia membranaefaciens, при некоторых условиях образуется на поверхности питательной жидкости более прочная пленка, состоящая из сравнительно длинных цепочек вытянутых клеток, что может рассматриваться как остаток настоящих гиф мицелия (рис. 149, 1,b). Указанное почкование свойственно большинству Saccharomycetaceae, которые по этому признаку называются нередко почкующимися дрожжами. Они выводятся из форм вроде Endomyces fibuliger и др., где также имеется обильное почкование (но, кроме того, и образование настоящих гиф, подавленное у Saccharomycetaceae). С другой стороны, существует некоторое количество дрожжей, объединяемых в род Schizosaccharomyces, клетки которых размножаются не почкованием, а делением сразу на две равновеликие половины. Они называются часто делящимися дрожжами (рис. 149, 2).

У всех несомненных представителей Saccharomycetaceae известно образование сумок [1]. В типе они развиваются в результате полового процесса в виде копуляции двух клеток, большею частью одинаковых по размерам, реже — различных. При этом нередко копулируют друг с другом родственные клетки: клетки-сестры, получившиеся в результате деления, или копулирует клетка-почка с производящей ее клеткой (так называемая педогамия). При копуляции сливаются ядра, и затем копуляционная клетка обычным образом развивается в сумку с тем или другим числом спор в ней (рис. 150, 1—3). У Zygosaccharomyces Barkeri слияние копулирующихся клеток неполное, так что получается фигура в виде гимнастической гири; в той и другой вздутой части ее образуется большею частью по две споры (рис. 150, 4,5). У Debaryomyces globosus образуется только одна спора в одной вздутой половине гантелевидной клетки, куда переходит содержимое из

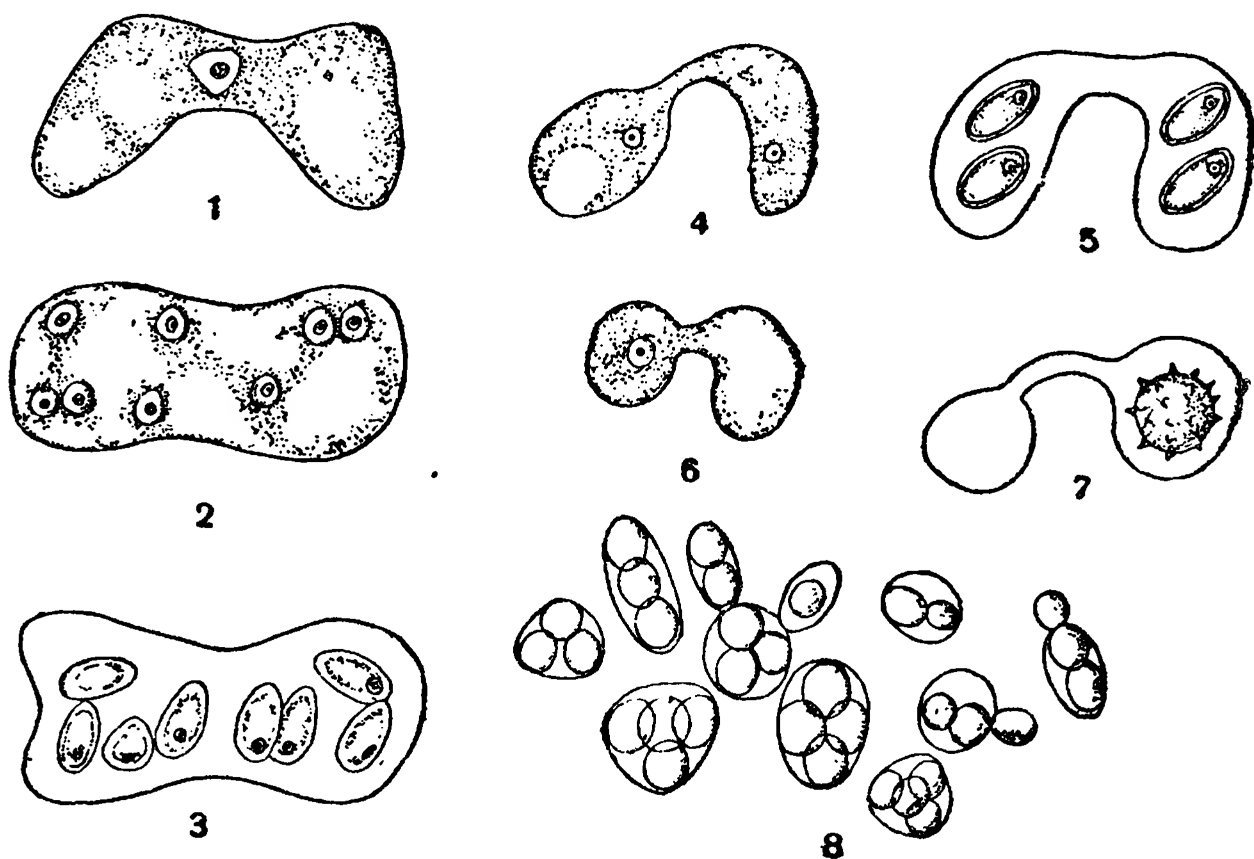


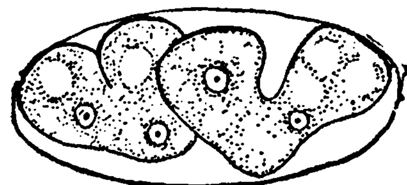
Рис. 150. Образование сумок у дрожжей: 1—3 — Schizosaccharomyces octosporus, 4—5 — Zygosaccharomyces Barkeri, 6—7 — Debaryomyces globosus, 8 — Saccharomyces cerevisiae (бесполое образование).

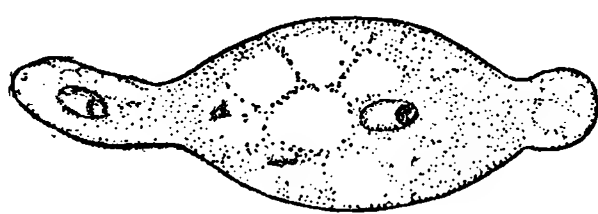
[1] Об условиях образования их см. стр. 112.

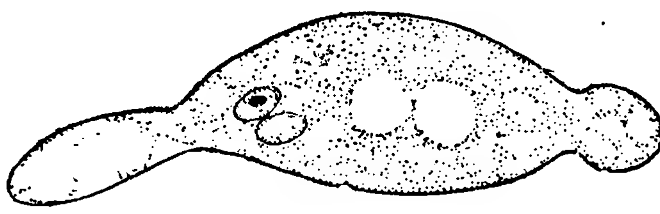
другой, так что здесь замечается некоторая гетерогамия в смысле поведения копулирующих клеток: содержимое одной переливается в другую (рис. 150, *6*,*7*).

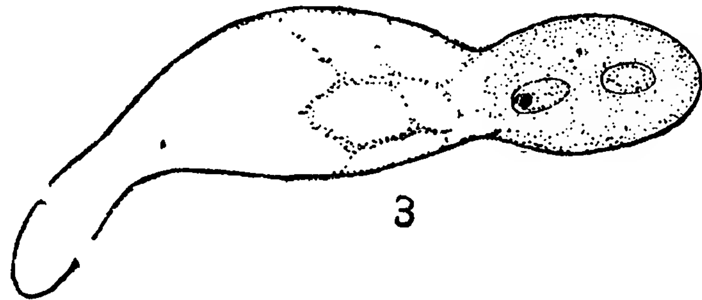
У Nadsonia fulvescens половой процесс выражается в том, что копулирует материнская клетка с неотделившейся еще от нее почкой. При этом ядро последней переходит назад в материнскую клетку, которая тем временем образует на противоположном конце вырост. В него переходят оба ядра и там сливаются. После этого копуляционное ядро делится дважды, но три из получившихся новых ядер обыкновенно отмирают, а около четвертого формируется одна аскоспора (рис. 151). Указанный своеобразный половой процесс называется педогамией (оплодотворение материнской клетки ее «деткой»).

Наряду с нормальными половыми формами имеются в значительно большем числе такие, у которых замечается утрата полового акта. У Schizosaccharomyces octosporus иногда слияния клеток не происходит, а иногда не делается и попыток к копуляции, и отдельно лежащие клетки развиваются партеногенетически в сумки. У Debaryomyces globosus приблизительно только в $^1/_4$ случаев происходит копуляция, в остальных же развиваются только копуля-









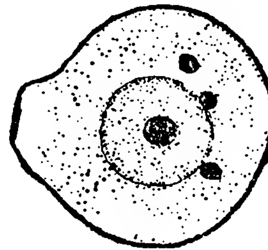


Рис. 151. Nadsonia fulvescens, развитие сумки: *1* — клетка с ее молодой почкой; *2* — ядро почки переходит назад и сближается с ядром производящей клетки; *3* — оба ядра переходят в вырост—будущую сумку; *4* — сумка с одной одноядерной спорой, в эпиплазме видны еще три неиспользованных ядра.

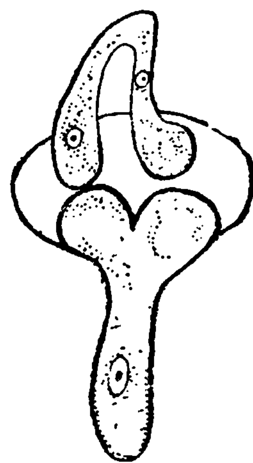


Рис. 152. Saccharomycodes Ludwigii, сумки и прорастание аскоспор с копуляцией их.

ционные отростки, но слияния их не происходит. Наконец, у большинства (все виды Saccharomyces, Willia, Pichia и некоторые другие) сумки всегда образуются из одной клетки, которая не обнаруживает никаких попыток к копуляции (рис. 150, *8*).

У Saccharomycodes Ludwigii сумка образуется также бесполым путем из одной клетки, но споры, развивающиеся в ней в числе четырех, при прорастании копулируют попарно, причем сливаются и их ядра (рис. 152). Таким образом, если у большинства дрожжей вегетативные клетки, развивающиеся из аскоспор, должны, как и эти последние, рассматриваться как принадлежащие к гаплоидной фазе цикла развития (диплоидна здесь только молодая сумка с копуляционным ядром), то у Saccharomycodes Ludwigii вегетативные клетки получают диплоидное ядро (продукт слияния двух ядер аскоспор). Можно думать, что гаплоидная фаза восстанавливается здесь только в сумке в момент деления ее первоначального ядра.

Указанным различиям раньше придавали большое значение, противополагая Saccharomycodes (диплоидный) всем другим дрожжевым грибам (гаплоидным). Однако новейшие исследования Manuel и Renaud (1937) выяснили, что у дрожжевых грибов смена ядерных фаз вообще не строго фиксирована. У некоторых видов Saccharomyces, Hansenula и Pichia также наблюдается иногда копуляция аскоспор или их ближайшего потомства, и дальнейшее почкование происходит в диплоидном состоянии. При этом такие диплоидные почкующиеся клетки часто оказываются двуядерными (с дикарионом), но могут переходить и в гаплоидное одноядерное состояние. Преобладание той

или иной ядерной фазы в цикле развития в значительной степени определяется условиями существования. Например, в чистой воде дикарионы диссоциируются, и получается поколение гаплоидных клеток.

Аскоспоры дрожжей одеты более плотной оболочкой и приспособлены к перенесению неблагоприятных условий, как высыхание. При прорастании обыкновенно наружная оболочка аскоспоры разрывается, а внутренняя вытягивается в виде сосочка — зачатка вегетативной клетки, размножающейся далее почкованием или делением.

По форме аскоспоры большей частью округлы или овальны. У представителей рода Willia и некоторых других они имеют вид шляпы-котелка (как у Endomyces fibuliger) или снабжены ребром, опоясывающим спору по диаметру (Willia saturnus). У Monospora и Nematospora аскоспоры сильно вытянуты веретеновидно (рис. 153, *2*) [1].

Распространение и значение Protascales

Близкие морфолого-систематически Dipodascaceae, Endomycetaceae и Saccharomycetaceae (а также дрожжевидные грибы, как Torula и др.) довольно сходны и по условиям существования. Они связаны преимущественно с богатыми сахаром субстратами и встречаются в природе особенно в истечениях из поврежденных стволов деревьев, в нектаре цветов, на поверхности сочных сладких плодов и т. п. Многие также весьма распространены в почве. В истечениях лиственных деревьев, у нас, например, часто встречаются Endomyces Magnusii, Torulospora rosea, Saccharomycodes Ludwigii и целый ряд видов Torula, (многие из них розового цвета). Не редок в нектаре цветов — Anthomyces Reukaufii. На поверхности плодов находятся главным образом случайные формы, но иногда, особенно на поврежденных местах, в огромных количествах. Состав их зависит главным образом от почвенной микофлоры: так, под тропиками более преобладают виды Schizosaccharomyces, некоторые Endomyces и др., а у нас — Saccharomyces. Между прочим, этим обилием дрожжей на сочных сладких плодах объясняется, что при изготовлении виноградного вина используют обыкновенно естественное брожение сока без особого прибавления дрожжей, так как последние, специально Saccharomyces ellipsoideus, всегда находятся в значительном количестве на поверхности ягод винограда, попадая на них из почвы виноградника.

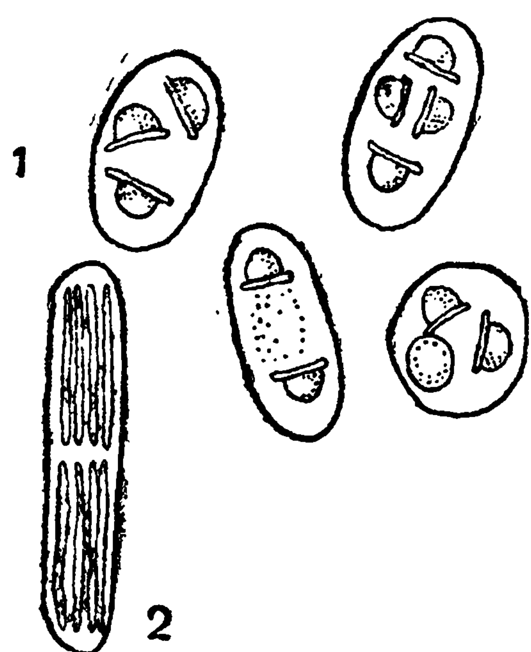


Рис. 153. Сумки: *1* — Willia; *2*—Nematospora.

Паразитизм в этой группе распространен мало. Здесь можно указать на Endomyces decipiens, живущий на пластинках шляпных грибов (преимущественно опенка), и особенно некоторые формы, связанные с животными. Таковы, например, Monospora cuspidata в ракообразном Daphnia, далее Pseudosaccharomyces apiculatus parasiticus и некоторые другие, постоянно встречающиеся в теле некоторых насекомых и являющиеся, может быть, скорее симбионтами, чем паразитами. Из паразитов на высших животных и особенно на человеке следует указать Endomyces albicans — возбудителя молочницы у грудных детей и молодых животных. Некоторые дрожжи являются причиной серьезных

[1] Кроме описанных настоящих дрожжей, образующих аскоспоры, известен еще ряд форм, сходных по вегетативному характеру, которые, однако, никогда не образуют аскоспор, размножаясь исключительно почкованием. Систематическое положение их по существу не может считаться выясненным. Признак почкования для этого недостаточен, так как почкование встречается и в ряде других групп грибов (сумчатых, базидиальных, мукоровых). Поэтому указанные формы должны быть, формально говоря, отнесены к несовершенным грибам, однако обычно их рассматривают вместе с дрожжами под именем дрожжевидных грибов. Наиболее известные из них: Torula — с округлыми клетками и Mycoderma — с цилиндрическими клетками. Сюда же нужно присоединить еще Cryptococcus — паразитные формы на высших животных.

заболеваний кожи, называемых бластомикозами. Наконец, в ряде заболеваний внутренних органов обнаружены дрожжевидные организмы, объединенные в род Cryptococcus.

Среди сапрофитных видов наиболее важны возбудители алкогольного брожения. Эта способность присуща довольно многим Protascales (например Endomyces fibuliger), но особенно типична для Saccharamycetaceae, или дрожжевых грибов, хотя и здесь бродят не все виды. Под тропиками наиболее обычными бродильными организмами являются делящиеся дрожжи (например Schizosaccharomyces pombae — дрожжи негритянского пива в Африке); наоборот, в Европе и Северной Америке наибольшее значение в этом направлении имеют виды Saccharomyces. Особенно важны здесь Sacch. cerevisiae (пивные дрожжи) и Sacch. ellipsoideus (винные дрожжи). Первый известен только в культурном состоянии и разделяется на ряд рас, различающихся как по физиологическим свойствам, так и отчасти по морфологическим. Употребляется не только в пивоварении, но и в хлебопечении и винокурении. Sacch. ellipsoideus (дрожжи виноделия) известен и в диком состоянии. Представляет, повидимому, сборный вид. Из других бродильных дрожжевидных грибов можно указать на Torula kephir и Tor. ellipsoidea — кефирные дрожжи, живущие всегда совместно с некоторыми молочнокислыми бактериями. Подобное же сложное происхождение имеет организм так называемого чайного кваса — Medusomyces Gisevi, состоящий из дрожжей типа Torula и уксуснокислой бактерии, близкой к Bact. xylinum[1].

Наконец, можно отметить еще так называемые жировые дрожжи, Endomyces vernalis. Бродильной способностью они не обладают, но накопляют в своих клетках до 30% жира за счет углеводов, данных в питательной среде. Эта их способность перерабатывать углеводы в жиры использовалась во время мировой войны в Германии в заводских масштабах.

Филогенез Protascales

Филогенез порядка Protascales имеет особый интерес, так как он лежит в основе понимания филогенеза всего класса аскомицетов.

Из вышеизложенного довольно ясно выступает промежуточное положение Protascales. Повидимому, они могут быть филогенетически выведены из зигомицетов, с которыми имеется сходство в основной форме полового процесса в виде слияния двух гаметангиев с недиференцированным на отдельные гаметы содержимым.

Это наблюдается у Pericystis, имеющего по внешней форме полового процесса как бы оогамию, но по внутреннему строению многоядерных половых органов и по множественной кариогамии напоминающего мукоровых. У Dipodascus, при большом сходстве внешней формы полового процесса с зигогамией, тем не менее только одно ядро в каждом гаметангии функционирует как половое.

В дальнейшей эволюции Protascales слияние многоядерных гаметангиев заменяется слиянием двух одноядерных клеток, что отмечается уже у Dipodascus uninuclealus (см. стр. 239). Одновременно с этим происходит и эволюция сумки. Она образуется в результате немедленного прорастания зиготы и гомологизируется с зародышевым спорангием фикомицетов. Но тогда как у Dipodascus и Pericystis она содержит большое и в общем неопределенное число спор (как и зародышевый спорангий фикомицетов), у других первично-сумчатых число спор в сумке уменьшается и делается более или менее постоянным (8, 4, иногда меньше). Эти черты хорошо выражены в семействе Endomycetaceae, которое можно считать дальнейшим шагом эволюции Protascales. В свою

---

[1] Действие этого организма на сладкий чай заключается в том, что дрожжи перерабатывают его сахар в спирт и CO_2, а уксусная бактерия окисляет спирт в уксусную кислоту. В результате получается кисловатый, слегка газированный напиток, которому в народной медицине приписывают иногда лечебные свойства.

очередь от него, как более специализированная и отчасти редуцированная группа, выводятся Saccharomycetaceae. Для них характерна редукция мицелия, превращающегося в отдельные почкующиеся клетки, а также для большинства и редукция полового процесса. Все эти черты, намечающиеся уже у видов Endomyces, достигают здесь большего развития. Вместе с тем на почве утраты первоначального полового процесса у Saccharomycetaceae выработались различные формы апогамного развития, что и повело за собой ту неустановленность смены ядерных фаз, на которую было указано выше.

ЛИТЕРАТУРА К PROTASCALES

Biggs, 1937. Dipodascus uninucleatus n. sp. Mycologia, v. 29.

Brefeld, 1891. Die Hemiasci und die Ascomyceten, Untersuch. aus d. Gesammtgeb. d. Mycologie, Bd. 9.

Claussen, 1921. Untersuch. ü. den Erreger der als Kalkbrut bezeichneten Krankheiten der Bienen. Arb. biolog. Reichsanst. für Land- und Forstwirtschaft, Bd. 10.

Dangeard, 1907. L'orgine des perithèces chez les Ascomycètes. Le Botaniste, v. 10.

Guilliermond, 1912. Nouvelles observations sur la sexualité des levures. Arch. f. Protistenkunde. Bd. 28.

Guilliermond, 1917. Sur la division nucléaire des levures. Ann. Inst. Pasteur, v. 37.

Guilliermond A. 1912. Les levures; тоже в английском переводе с дополнениями: The yeasts. 1920.

Guilliermond A. 1928. Recherches sur quelques ascomycètes inférieurs. Rev. gev. de Bot., v. 40.

Juel, 1902. Ü. Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei Dipodascus. Flora, Bd. 91.

Красильников, 1935. Половой процесс у дрожжей. Микробиология 4.

Manuel, 1937. Sur la sexualité des principales espèces des genres Saccharomyces, Hansenula et Pichia. C. r. Acad. Paris, v. 204.

Надсон и Конокотина, 1911. Guilliermondiella, новый вид дрожжей с гетерогамной копуляцией. Бюл. ботанич. Сада, СПБ, т. 11.

Renaud, 1937. Sur un Saccharomyces présentant dans la sexualité des curieuses anomalies. C. r. Acad. Paris, v. 204.

Stoppel R., 1907. Eremascus fertilis. Flora, B. 97.

Varitchak, 1928. L'évolution nucléaire chez l'Ascoidea rubens. C. r. Acad. Paris, v. 186.

Varitchak, 1933. L'évolution nucléaire dans le sac sporifère de Pericysis apis. Le Botaniste, v, 25.

Varitchak, 1933. L'évolution nucléaire chez Pericysis alvei. C. r. Acad. Paris, v. 196.

Walker, 1931. Studies on Ascoidea rubescens. Mycologia, v. 23.

2. ПОРЯДОК EXOASCALES

К этому порядку относится около сотни видов, притом, в отличие от Protascales, исключительно паразитов на высших растениях, где они вызывают различные деформации (курчавость листьев, ведьмины метлы, характерные деформации плодов). Сумки здесь также образуются непосредственно на мицелии (без плодового тела); причем у большинства представителей располагаются довольно правильным тесным слоем, напоминающим гимений высших аскомицетов. Сюда относятся два семейства: 1) Exoascaceae и 2) значительно уклоняющееся от типа семейство Protomycetaceae.

1. Сем. Exoascaceae насчитывает около сотни паразитных видов, которые соединяются большей частью в один род, Taphrina или в два: Taphrina и Exoascus [1].

Если остановиться на принятии одного рода, Taphrina, то необходимо отметить, что из относящихся к нему видов одни имеют многолетний мицелий,

---

[1] Деление на два рода производится разными авторами различно. Наиболее обоснованным можно считать деление по характеру мицелия: Exoascus — формы с многолетним мицелием, поражающим целые побеги; Taphrina — формы с однолетним мицелием, производящим местное заражение на листьях. Другие кладут в основу число спор в сумке: Exoascus — в сумке 4 или 8 спор; Taphrina — в сумке много спор. Имеются и иные разделения. Все это создает значительную путаницу. Чтобы избежать ее, проще всего остановиться на одном родовом названии для всех; в этом отношении название Taphrina имеет преимущество приоритета.

сохраняющийся из года в год в стеблях и почках пораженного растения, а другие имеют местный однолетний мицелий в листьях.

Примером форм с зимующим мицелием могут служить Taphrina pruni на сливах, T. rostrupiana на терне, T. deformans на персиках и др. Их гифы идут межклетно и проникают в более глубокие слои ткани пораженного растения, пробираются в почки и там зимуют, заражая затем новые органы, образующиеся следующей весной. При этом последние нередко получают ненормальное развитие в виде гипертрофий, как дутые сливы от T. pruni или искривлений и других уродливостей, как курчавость листьев у персика от T. deformans (рис. 154, *1*).

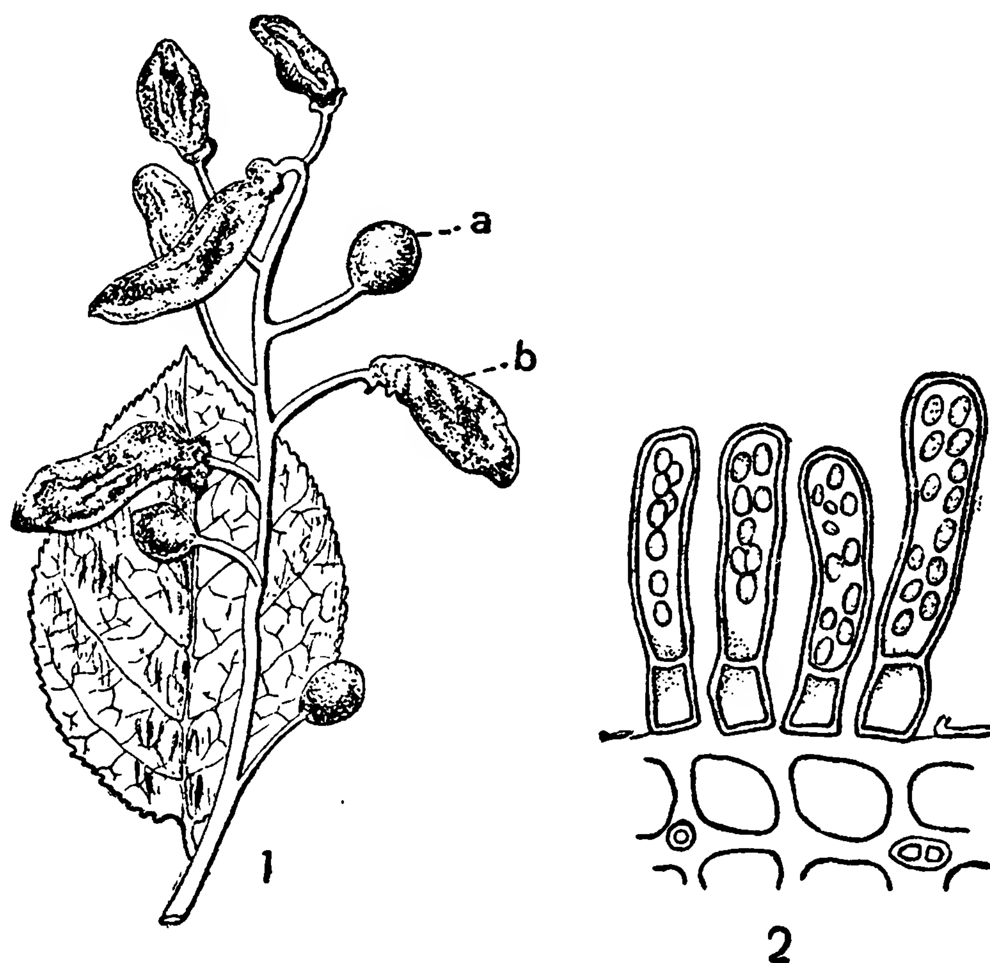


Рис. 154. Taphrina pruni: *1* — ветка черемухи с пораженными плодами *(b)* и здоровыми *(a)*; *2* — разрез через наружную часть пораженного плода.

Перед образованием сумок ветви мицелия распространяются в самых наружных слоях пораженного органа между эпидермисом и кутикулой и распадаются на короткие двуядерные клетки. Последние могут трактоваться как хламидоспоры. Их ядра сливаются, и из верхней стороны клетки образуется вырост, пробивающий кутикулу листа и развивающийся в сумку.

Копуляционное ядро переходит в этот вырост и делится там три раза митотически. В результате формируется 8 спор; в некоторых случаях — меньше, так как часть ядер может дегенерировать[1]. Опустевшая при таком развитии самая хламидоспора отделяется от сумки в виде пустой клетки, называемой клеткой-ножкой (рис. 154, *2*).

У форм с местным мицелием этот последний не проникает глубоко и распространяется преимущественно между клетками эпидермиса, а у некоторых, как у T. aurea, только между эпидермисом и кутикулой. На нем совершенно таким же образом формируются сумки. У T. potentillae такой же местный мицелий идет более глубоко в субэпидермальных слоях. Он таким же образом распадается там на хламидоспоры, из которых немедленно развиваются сумки. Последние прорастают между клетками эпидермиса и пробивают кутикулу.

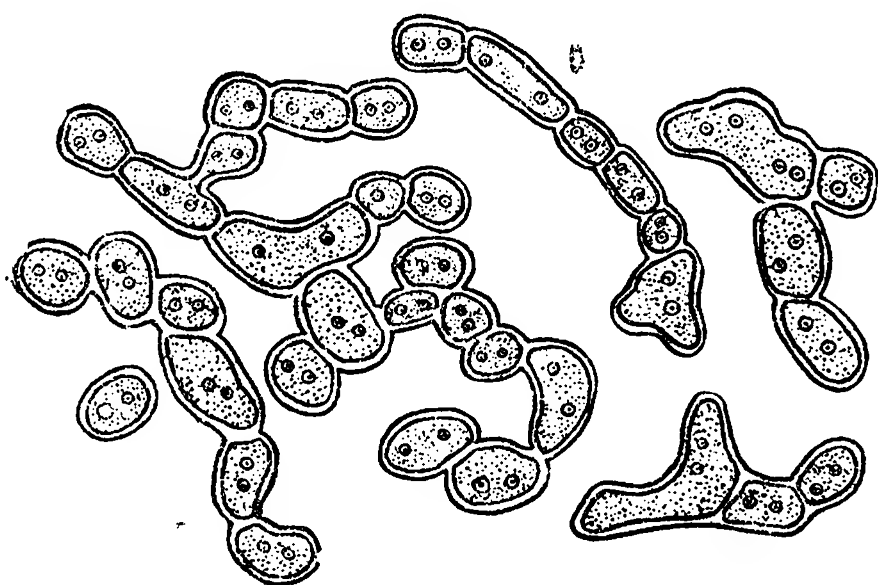


Рис. 155. Taphrina deformans, субкутикулярный мицелий из двуядерных клеток.

В результате указанного развития пораженные части покрываются беловатым налетом, образованным тесно расположенными сумками. Выпавшие из сумок аскоспоры легко размножаются почкованием. Согласно исследованиям Wieben (1927), произведенным над T. epiphylla и T. Klebahnii, в дальнейшем эти почки, или оидии, попарно копулируют друг с другом, причем ядро одной переходит в другую, вырастающую в двуядерный мицелий (рис. 156). Вероятно, последний и производит заражение. Далее, Wieben показала, что 8 спор, образующихся в сумке, делятся поровну на два сорта. Лишь при соединении спор двух разных сортов (или почкующихся оидий, берущих

[1] В тех случаях, когда, как у T. aurea и многих других, спор в зрелой сумке больше 8, это происходит в результате их последующего размножения в полости сумки.

от них начало) происходит копуляция. Таким образом, здесь устанавливается раздельнополость аскоспор, или гетероталлизм. Цикл развития этих видов Taphrina составляется из короткой сапрофитной стадии почкования аскоспор и длительной паразитной. Первая проходит в гаплоидной фазе, а вторая — в диплоидной, в виде дикариофита, что ясно заметно по парному расположению ядер во всем мицелии и в зачатках сумок. У некоторых других видов

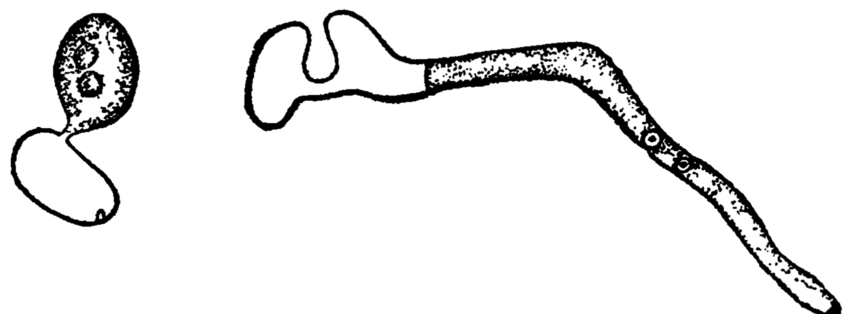


Рис. 156. Taphrina Klebahnii, копуляция почкующихся конидий и развитие из них двуядерного мицелия.

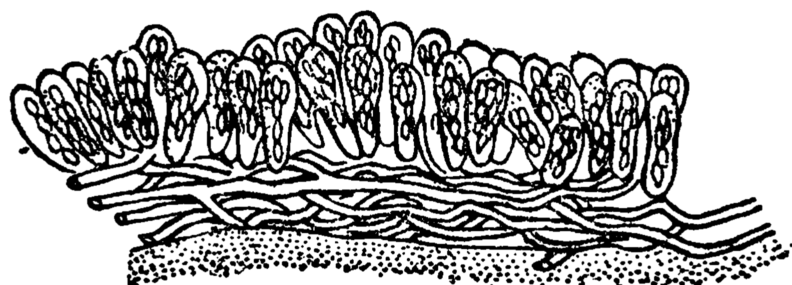


Рис. 157. Ascocorticium anomalum.

(например Taphrina deformans) копуляции аскоспор не наблюдается, и образование дикарионов происходит, повидимому, позднее, в мицелии.

Некоторые представители Taphrina имеют практическое значение как вредители главным образом плодовых деревьев. Таковы особенно многочисленные виды с зимующим мицелием, встречающиеся на различных представителях Prunoideae. Из них особенно важны: T. deformans, вызывающая так называемую курчавость листьев персика, и T. pruni, вызывающая образование так называемых дутых слив или кармашков на сливе (крупные изуродованные по форме плоды не имеют косточки; мякоть их несъедобна).

2. Сем. Protomycetaceae. Это семейство состоит из двух родов — Protomyces и Taphridium, с десятком приблизительно видов в обоих (рис. 157 и 158).

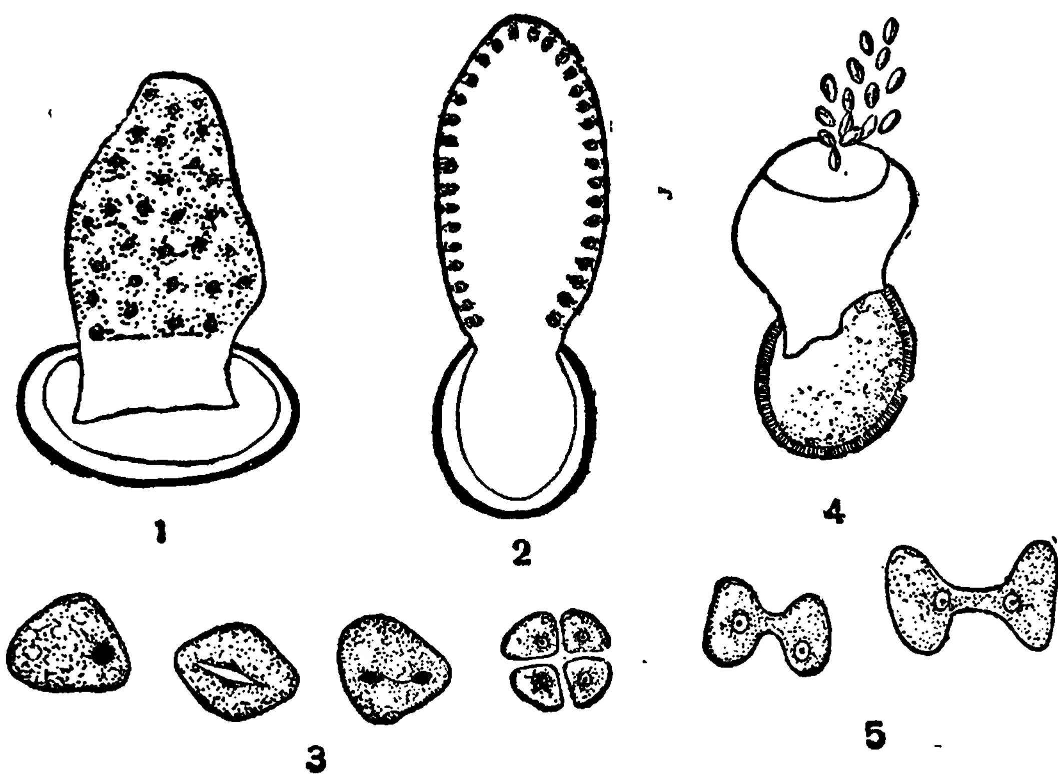
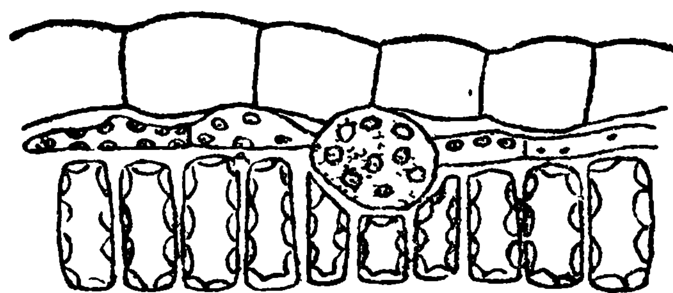


Рис. 158. Protomyces: *1* — прорастание хламидоспоры, *2* — распадение содержимого на протоспоры; *3* — деление протоспоры на 4; *4* — освобождение спор, *5* — копуляция их.

Это исключительно паразитные формы, особенно на зонтичных. Наиболее обычен Protomyces macrosporus, разделяемый сейчас на ряд биологических рас, специализированных на различных зонтичных. У нас всего чаще форма на Aegopodium podagraria, вызывающая на листовых черешках и жилках хозяина пузыревидные опухоли. Они пронизаны межклетно идущим мицелием паразита, сложенным из многоядерных клеток. Некоторые из них затем сильно вздуваются, получают утолщенные оболочки и превращаются в хламидоспоры. Они прорастают только следующей весной после сгнивания ткани хозяина. При прорастании наружные слои оболочки хламидоспоры разрываются, а внутренний слой растягивается и высовывается в виде округлого пузыря, куда переходит содержимое хламидоспоры. Там происходит деление клеточных ядер, и затем протоплазма распадается на многочисленные одноядерные тельца, так называемые протоспоры. Они затем еще делятся каждая на 4, образуя собственно споры. При прорастании споры попарно друг с другом копулируют, и из них, как можно предполагать, вырастает дикариофитный мицелий, который и заражает растение (рис. 158). Род Taphridium отличается от Protomyces тем, что его хламидоспоры расположены не в глубине ткани питающего растения, а целым слоем непосредственно под эпидермисом (рис. 159). Они прорастают

немедленно, без периода покоя, причем их проростки просовываются между эпидермальными клетками и располагаются тесным слоем на поверхности органа подобно сумкам Taphrina.

Выше было указано, что у некоторых видов Taphrina (Taphrina potentillae) мицелий тоже идет под эпидермисом и там же залагаются хламидоспоры, развивающие далее сумки. Раньше даже не различали Taphridium от Taphrina. Однако Taphridium (как и Protomyces) имеет многоядерные хламидоспоры. Возможно, что первоначально они содержат по нескольку дикарионов, которые сливаются затем каждый в одно диплоидное ядро, т. е. здесь также происходит кариогамия, но множественная, в соответствии с многоядерностью первоначального зачатка.


Рис 159. Taphridium, мицелий и хламидоспора под эпидермисом хозяина.

В истории развития Protomycetaceae много неясных пунктов. Установлено, что хламидоспоры залагаются как многоядерное образование, но неизвестно, происходят ли в них кариогамия и редукционное деление. Некоторые полагают, что деление протоспоры на 4 представляет редукционное деление и отождествляет ее с сумкой, а весь проросток хламидоспоры толкуют как целый сорус сумок. Другие не соглашаются с таким толкованием, считая, что из хламидоспоры развивается одна общая сумка с большим числом аскоспор.

Филогенез Exoascales

Вопрос о филогенезе Exoascales трактуется различно разными авторами. Одни сближают их с Protascales на основании признака отсутствия у тех и других плодового тела, другие утверждают, что между этими двумя группами мало общего, так как они в корне различны по ходу развития, которое у Protascales протекает в гаплоидной фазе, а у Exoascales — в диплоидной. Сторонники этого последнего взгляда склонны скорее рассматривать Exoascales как редуцированные формы, берущие начало от дискомицетов и сохранившие еще остатки гимения в виде довольно правильного слоя сумок, хотя и утративших плодовое тело. В качестве переходной формы в этом случае указывают обыкновенно на Ascocorticium, выделяемый в особое семейство. Эта редкая сапрофитная форма, найденная на коре деревьев, образует там на поверхности субстрата сплетения гиф и на них сумки без парафиз между ними, но расположенные довольно правильным слоем (рис. 157).

Ascocorticium не изучен подробнее, поэтому трудно судить о его систематическом положении. Что же касается цитологических различий между Protascales и Exoascales, то, повидимому, этому нельзя придавать решающего значения, так как сейчас выяснено, что смена ядерных фаз у Protascales (у дрожжей, стр. 243) не фиксирована строго, и в ряде случаев преобладает диплоидная фаза, берущая начало от копуляции аскоспор, как это имеется и у Exoascales.

Можно думать, что такие извращения соотношения ядерных фаз у Protascales произошли в результате широко распространенного у них явления утраты полового процесса и апогамического развития. Истинно половые формы имеют половой процесс перед образованием сумки, которая действительно в этом случае развивается из зиготы. У апогамных форм могли возникнуть вторичные слияния гаплоидных клеток, притом как в начале цикла развития (слияние аскоспор), так и несколько позднее. Первый случай мы имеем у Saccharomycodes Ludwigii и некоторых других дрожжей. Эту вторичную, апогамическую по своему происхождению копуляцию могли унаследовать и Exoascales.

При этих условиях кажется более вероятным первое мнение о филогенетической близости Protascales и Exoascales. Стоя на такой точке зрения, нужно

рассматривать Exoascales как специализированную ветвь в связи с паразитизмом и уклонившуюся от исходных мало специализированных Protascales.

ЛИТЕРАТУРА К EXOASCALES

Brefeld, 1891. Die Hemiasci und die Ascomyceten. Untersuch. aus dem Gesamtgebiete d. Mycol., Bd. 9.

Buren G. 1915, Die shweizerischen Protomycetaceen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Entwicklungsgeschichte und Biologie. Beitr. z. Kryptogamenflora d. Schweiz, 5, H. 1.

Buren G., 1922. Weitere Untersuch. uber die Protomycetaceae, Beitr. Kr. Fl. Schweiz, B. 5, *H*. 3.

Claussen P., 1921. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über den Erreger als «Kalkbrut» bezeichneten Krankheit der Bienen. Arb. biolog. Reichsanst., B. 10.

Dangeard, 1906. Les ancêtres des champignons supérieurs. Le Botaniste, v. 10.

Eftimiou, 1927. Contribution à l'étude cytologique des Exoascacées. Le Botaniste, v. 18.

Fitzpatrick, 1934, The life history and parasitisme of Taphrina deformans. Scient. Agricult., v. 14.

Giesenhagen, 1895. Die Entwicklungsreihen der parasitischen Exoascaceen. Flora, Bd. 81.

Ikeno, 1903. Die Sporenbildung von Taphrinaarten. Flora, 92.

Ячевский А. А. 1926, Карманный определитель грибов. I. Голосумчатые.

Juel H., 1921. Cytologische Pilzstudien, II. Nova Acta Soc. Sci. Upsaliensis, v. 5.

Mix A. L., 1924. Biological and cultural studies of Exascaceae. Phytopath, v. 14.

Sadebeck, 1893. Die parasitische Exoascaceen. Jahrb. Hamburg. Wiss. Anstalten.

Wieben M., 1927. Die Infection und die Kopulation von Exoascaceen. Forsch. auf dem Gebiet Pflanzenkr., H. 3.

2. Подкласс Euascomycetes, или Carpoasci

Этот подкласс охватывает главную массу сумчатых грибов и насчитывает больше 20 тысяч описанных видов. В целом он характеризуется наличием плодовых тел, внутри или на поверхности которых помещаются сумки. Со стороны истории развития он не менее характеризуется тем, что в отличие от Protascales сумки развиваются не прямо из зиготы, а лишь в результате ее предварительного разрастания и образования аскогенных гиф.

Классификация Carpoasci проводится в основном на основании строения плодовых тел, и таким образом устанавливаются следующие порядки: 1) Plectascales, 2) Perisporiales, 3) Hypocreales, 4) Dothideales, 5) Sphaeriales, 6) Hemisphaeriales, 7) Laboulbeniales, 8) Hysteriales, 9) Phacidiales, 10) Pezizales, 11) Tuberales (их краткую характеристику см. на стр. 237).

3. ПОРЯДОК PLECTASCALES

Plectascales, как и все остальные порядки аскомицетов (Euascomycetes), образуют сумки не прямо на мицелии, а в особых плодовых телах (аскокарпах). В частности Plectascales характеризуются тем, что плодовые тела у них замкнутые, без отверстий для выведения спор (клейстокарпии); сумки располагаются внутри них без всякого порядка между элементами основной внутренней ткани. У простейших представителей плодовые тела зачаточные.

Основные семейства Plectascales. К Plectascales могут быть отнесены следующие основные семейства.

1. Семейство Gymnoascaceae. Плодовые тела зачаточные, с слабо развитой оболочкой.

2. Семейство Aspergillaceae. Плодовые тела мелкие, но типично развитые, с плотной оболочкой. У многих представителей очень обильно развиваются конидиальные спороношения.

3. Семейство Terfeziaceae. Плодовые тела крупные, подземные. Оболочка плодового тела (перидий) нерезко отграничена от внутренней ткани.

4. Семейство Elaphomycetaceae. Плодовые тела крупные, подземные. Перидий резко отграничен от внутренней ткани.

5. Семейство Onygenaceae. Плодовые тела мелкие, на ножках. Сапрофиты на роговых субстратах.

6. Семейство Myriangiaceae. Сумки расположены внутри плодовых тел, по одной в особых камерах (loculi), отделенных от соседних прослойками стерильной ткани.

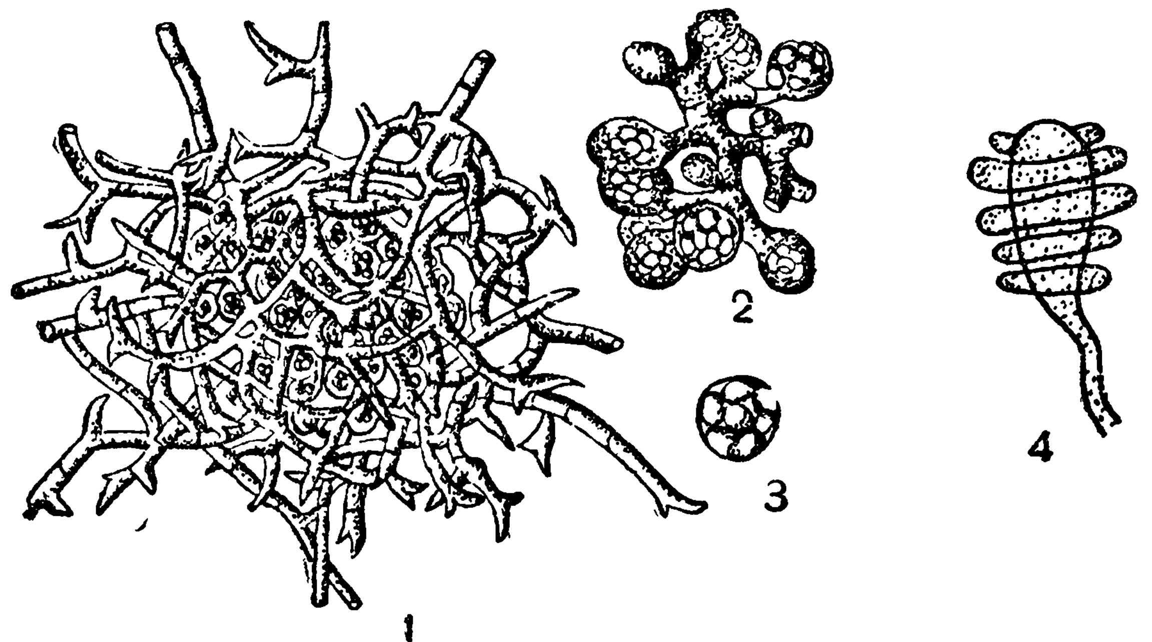


Рис. 160. Gymnoascus Reessii: *1* — плодовое тело; *2* — аскогенные гифы с сумками, *3* — сумка со спорами, *4* — половые органы.

1. Сем. Gymnoascaceae. Представителями этого небольшого семейства (около 30 видов) могут быть взяты Gymnoascus и Amauroascus, встречающиеся сапрофитно на навозе и в почве. Они имеют многоклеточный мицелий, сложенный из многоядерных клеток; у некоторых видов на нем образуются довольно слабо развитые конидиальные спороношения, или оидии. Размножение главным образом аскоспорами. При развитии аскокарпов залагаются половые органы; мужской (антеридий) — большею частью прямой, а женский (архикарп)—обыкновенно закручивается около него спирально (рис. 160, *4*). У некоторых Gymnoascus наблюдалось слияние кончиков антеридия и архикарпа. После оплодотворения (или без него) архикарп разрастается, дает боковые выросты—аскогенные гифы, и на них формируются сумки, округлой формы и большей частью с 8 спорами в каждой (рис. 160, *2*, *3*). У Amauroascus аскогенные гифы рано распадаются на отдельные клетки, так что сумки, развивающиеся из них, лежат без связи друг с другом, а у Gymnoascus они соединены в более плотный клубок или кисть на остающихся аскогенных гифах (рис. 160, *2*),

Рис. 161. Ctenomyces serratus.

Происшедшие указанным образом группы сумок окружаются рыхлым сплетением гиф, представляющим зачаточный перидий плодового тела: он едва намечается у Amauroascus и немного более диференцирован у некоторых видов Gymnoascus.

Сюда же относится Ctenomyces (C. serratus — сапрофит на птичьих перьях). Аскокарп здесь несколько более диференцирован, с более выраженным перидием. Кроме того, здесь известны образования, напоминающие склероции. От них отходят особые гифы, сложенные из коротких клеток, с крючковидными выростами, направленными в одну сторону (рис. 161). Образование этих крючков у Ctenomyces и общий характер его мицелия с мало развитыми конидиальными спороношениями напоминает некоторые грибы, как Trichophyton или Achorion, являющиеся возбудителями довольно распространенных кожных заболеваний человека и высших животных (Achorion— возбудитель парши, Trichophyton — возбудитель так называемой трихофитии). Поэтому некоторые авторы выводят этих возбудителей дерматомикозов из Gymnoascaceae (специально — из Ctenomyces) как формы, утратившие нормальное образование аскокарпов. (Зачатки их в виде недоразвитых спиралей, напоминающих половые органы Gymnoascus или Ctenomyces, наблюдаются у Achorion и Trichophyton.)

Если не считать названных дерматофитов, то представители Gymnoascaceae не имеют практического значения.

2. Сем. Aspergillaceae. Это более разнообразное и обширное семейство насчитывает более 200 видов, некоторые из которых чрезвычайно распространены.

Важнейшими представителями являются здесь роды Aspergillus (Eurotium) и Penicillium, каждый почти с сотней описанных видов. Это сапрофитные широко распространенные грибы как в обстановке, созданной человеком (плесени), так и в природе (особенно в почве). Они встречаются преимущественно в виде конидиальных спороношений, построенных здесь чрезвычайно характерно. У Aspergillus конидиеносцы неветвящиеся, вздутые на вершине и несущие здесь стеригмы, расходящиеся радиально и отшнуровывающие на свободных концах базипетальные цепочки конидий (рис. 162, *1*). У Penicillium конидиеносцы на конце 2—3 раза ветвятся; конечные клетки разветвлений, расположенные на одном уровне, функционируют как стеригмы, отшнуровывая базипетальные цепочки конидий (см. рис. 163, *2*).

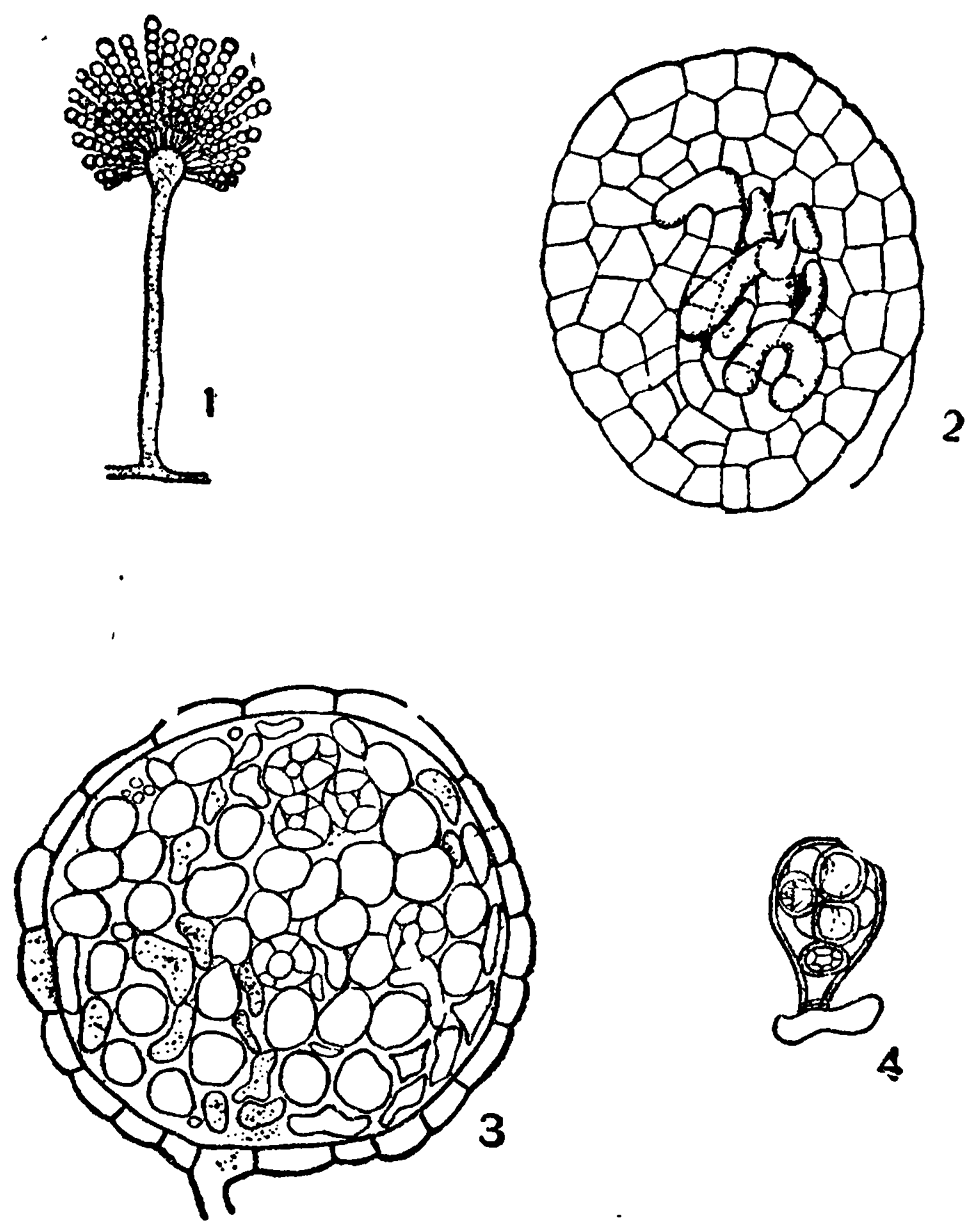


Рис. 162. Aspergillus glaucus: *1* — конидиеносец; *2*—молодое плодовое тело с разросшейся спиралью архикарпа в середине; *3* — более взрослое плодовое тело с сумками; *4* — зрелая сумка со спорами.

К названным основным родам близко стоят Sterigmatocystis и Citromyces, рассматриваемые часто как подроды: первый—Aspergillus, а второй—Penicillium. Для Sterigmatocystis характерно, что стеригмы, сидящие на головке конидиеносца, разветвленные (рис. 29, *3*); что касается Citromyces, то он отчасти может считаться переходной формой к Aspergillus, так как его конидиеносцы слабо или даже совсем не разветвлены. Они слегка вздуты на концах, где кисточками расположены стеригмы, развивающие цепочки спор. Самые конидии у большинства видов названных родов зеленоватого или сизого цвета, вследствие чего белый первоначально мицелий их в состоянии спороношения получает сизый или зеленый цвет («зеленая плесень»). Реже встречаются формы с конидиями иного цвета: белыми (Penicillium candidum), черными (Sterigmatocystis niger), песочного цвета (Penicillium arenarium) и др. У некоторых видов Penicillium конидиеносцы склеиваются в общую колонку, образуя коремии (например Penicil. claviforme, рис. 164, *2*). Из 200 приблизительно видов, относящихся к этому ряду Aspergillus — Penicillium, сумчатые спороношения известны только у 10—15%; остальные известны только в конидиальном состоянии, поэтому формально они должны бы причисляться к несовершенным грибам. Однако строение конидиальных спороношений здесь столь типично, что и их присоединяют сюда вместе с теми, которые имеют сумчатые спороношения. Что касается этих последних, то они имеют вид плотных крупинок, большею частью желтоватого цвета. Оболочка их плотная, чаще псевдопаренхиматическая, а внутри расположены без всякого порядка большею частью округлые сумки вперемежку со стерильными клетками (рис. 162, *3*). Развитие плодовых тел у большинства начинается с заложения половых органов, обыкновенно также спирально закрученных, как у Gymnoascaceae. Повидимому, обычно слияния антеридия и архикарпа не происходит, а дальнейшее развитие последнего идет апогамически. У некоторых, как у Aspergillus flavus, Asperg. fumigatus и др., антеридий совсем не развивается.

Дальнейшее развитие плодового тела идет в общем так же, как было указано выше для Gymnoascaceae. Из разросшейся спирали аскогона вырастают

аскогенные гифы, на которых сумки нередко развиваются цепочками. У некоторых Penicillium и немногих Aspergillus в развитии плодового тела имеется перерыв: на довольно ранних стадиях оно превращается в склероций, и лишь позднее начинается дальнейшее развитие в нем аскогенных гиф и сумок на них (рис. 163, *3*).

Из других Aspergillaceae следует указать на Thielavia basicola — факультативного паразита на корнях очень различных травянистых растений (гороха, табака и др.) и встречающегося также и сапрофитно в почве. У этой формы также известны бесполые спороношения в виде своеобразных эндоконидий (рис. 32, *1*), известны также толстостенные темноокрашенные хламидоспоры, расположенные цепочками по 3—5 штук на концах коротких ветвей мицелия и в таком виде весьма похожие на телейтоспоры некоторых ржавчинных грибов (Phragmidium, рис. 165). Сумчатые плодовые тела появляются очень редко и напоминают строением Aspergillus.

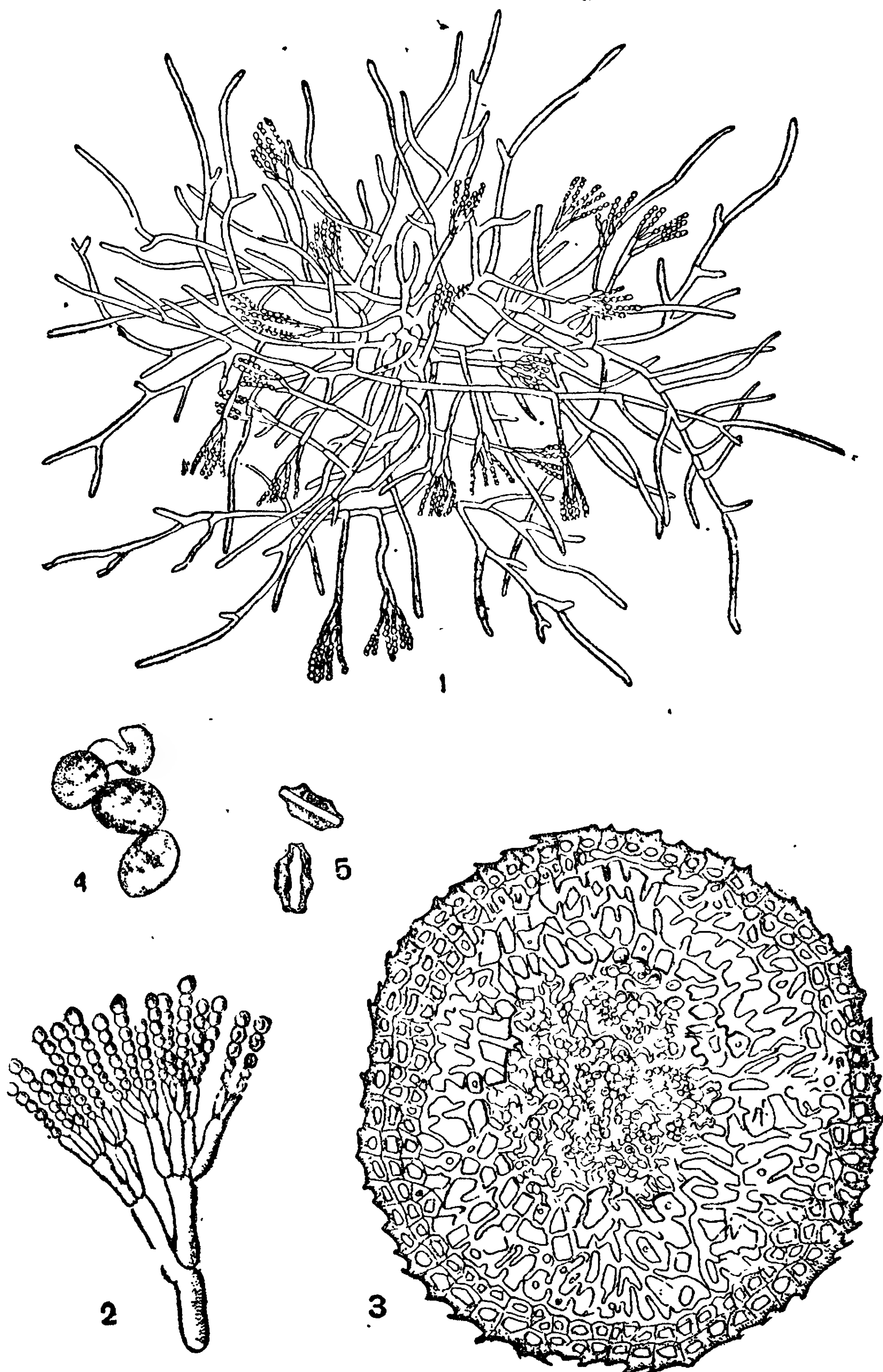


Рис. 163. Penicillium glaucum: *1* — мицелий с конидиеносцами (слабо увеличен); *2* — строение конидиеносца; *3* — плодовое тело; *4* — сумки, расположенные цепочками, *5* — аскоспоры.

Наконец, следует упомянуть еще Monascus и Magnusia как формы, где довольно подробно прослежен процесс оплодотворения. Monascus purpureus образует красноватый мицелий, на котором развиваются одиночно или цепочками конидии. Развитие сумчатого плодового тела, согласно исследованиям Schikorra (1909), происходит следующим образом. Конечная многоядерная клетка гифы мицелия образует антеридий. Под ней развивается короткая женская ветвь, состоящая из двух многоядерных клеток. Верхняя из них представляет трихогину, а нижняя — аскогон, или оогоний. Трихогина прикладывается к антеридию, оболочка на месте соприкосновения растворяется, и содержимое антеридия переливается в трихогину (ее собственное содержимое к тому времени дегенерирует) и оттуда в аскогон (рис. 166). Там формируются дикарионы из женских и мужских ядер, которые переходят в развивающиеся затем из оогония аскогенные гифы. На них путем образования крючков образуются сумки, и в них происходит кариогамия. В сумках развивается затем по 8 спор. Ко времени созревания плодового тела внутренняя ткань его ослизняется, так же, как и оболочки сумок. В результате получается полость, наполненная слизью с плавающими в ней

аскоспорами, иногда соединенными в группы. Она одета оболочкой из наружных неослизненных слоев плодового тела, имеющей псевдопаренхиматический характер. Эта полость прежними авторами рассматривалась как клетка

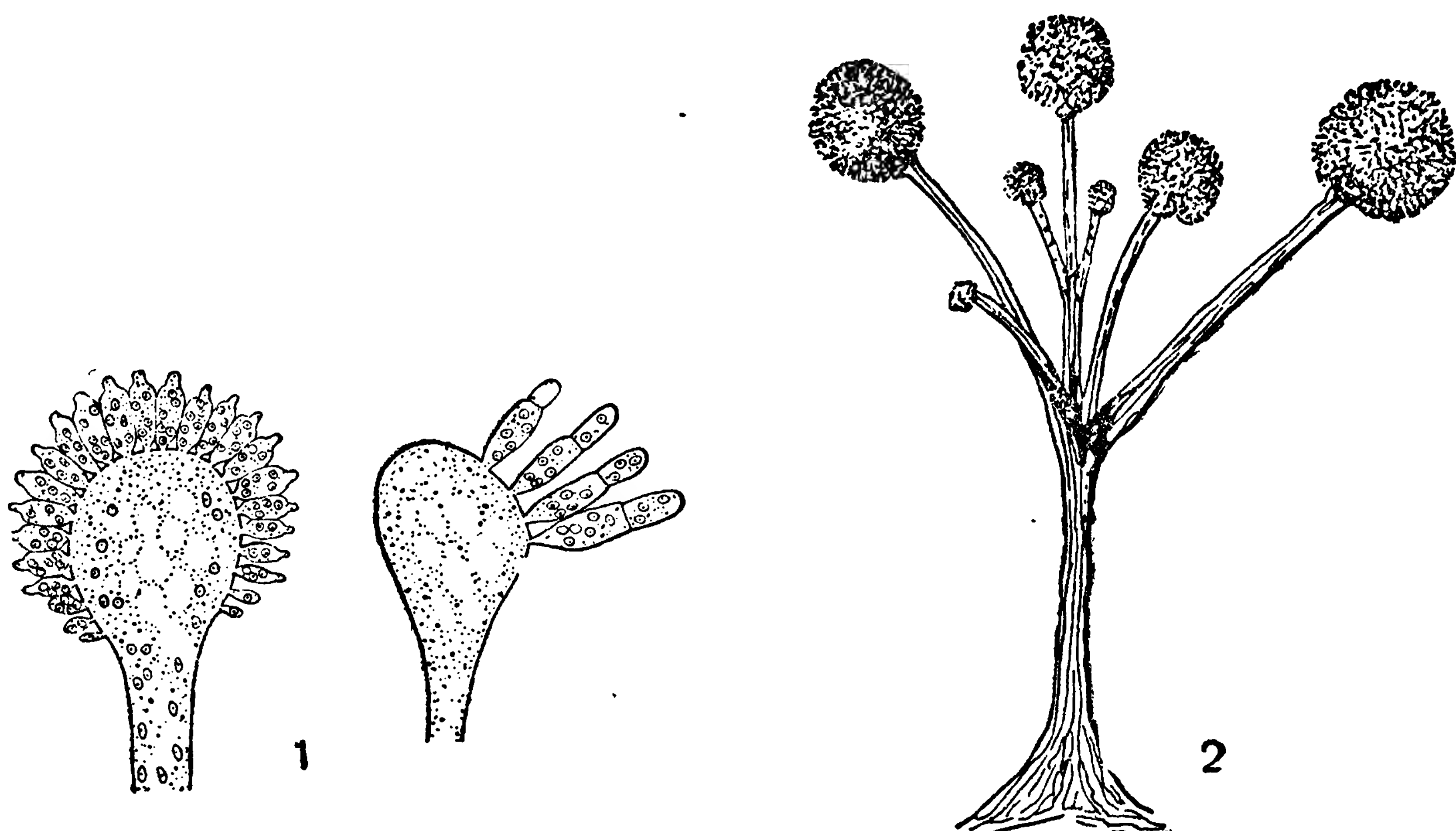


Рис. 164. Aspergillus glaucus, подробности строения головки конидиеносца со стеригмами, 2 — Penicillium claviforme, коремия (слабо увелич.).

и отождествлялась с спорангием или сумкой, откуда и название Monascus (от monos — один, ascus — сумка).

У Magnusia nitida копрофильного сапрофитного грибка, согласно исследованиям Сатиной (Satina, 1923), имеются конидиальные спороношения, напоминающие Penicillium. При заложении сумчатых плодовых тел развиваются половые органы. Как и у Monascus, антеридий здесь одноклетный, а архикарп

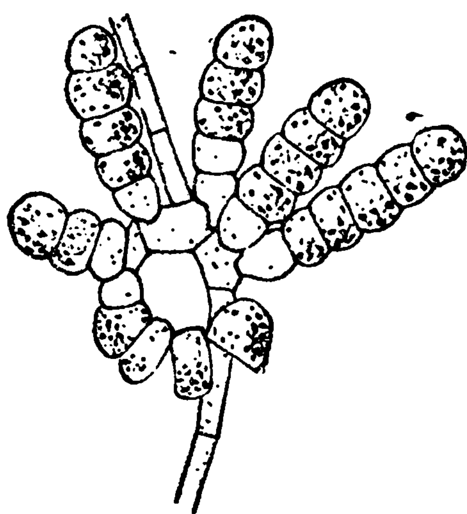


Рис. 165. Thielavia basicola, хламидоспоры.

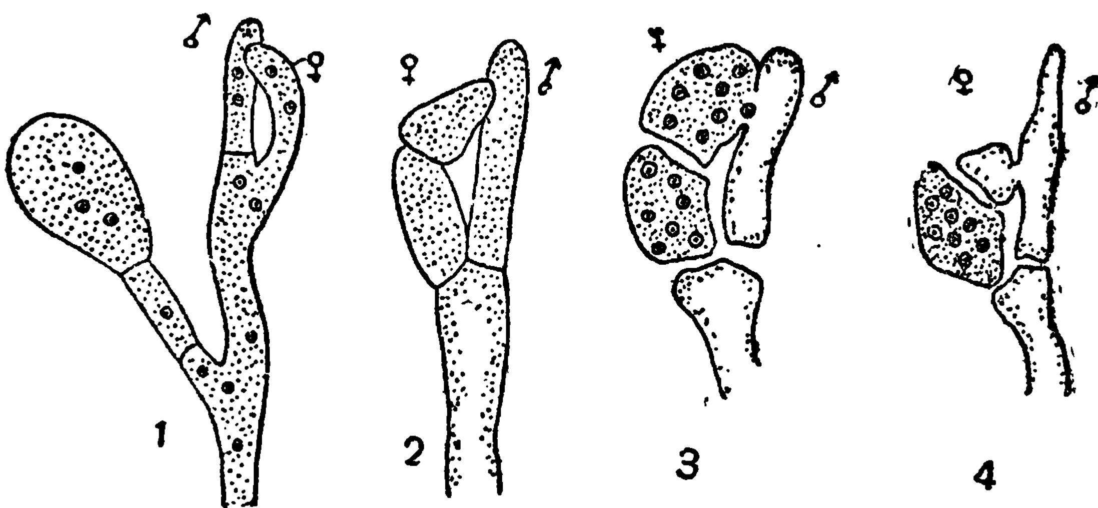


Рис. 166. Monascus purpureus, последовательные стадии оплодотворения: 1 — архикарпы и антеридий, 2—архикарп, разделенный на две клетки: нижнюю — аскогон и верхнюю трихогину, 3 и 4 — оплодотворение, дегенерировавшая трихогина осталась висеть на антеридии.

двуклетный, состоящий из трихогины и аскогона. Все клетки здесь одноядерные, и при оплодотворении антеридиальное ядро переходит через трихогину в оогоний, и там формируется первый дикарион Затем оогоний разрастается, делается многоядерным, и из него вырастают аскогенные гифы, дающие на концах «крючки» и образующие сумки.

Практическое значение Aspergillaceae. Практическое значение из представителей Aspergillaceae (кроме Thielavia) имеют главным образом некоторые виды Aspergillus и Penicillium и близкие к ним. Во-первых, они являются распространеннейшими плесенями на хлебе, вареньи, чернилах, обоях и т. п. Наиболее часто встречается здесь Penicillium crusta-

ceum (P. glaucum), разделяемый сейчас на несколько самостоятельных, но трудно различимых видов. Некоторые виды Penicillium играют роль как вредители плодов при их хранении. Таковы особенно Pen. italicum и Pen. digutatum, имеющие большое значение как вредители плодов цитрусовых (стр. 78). Для яблок аналогичное значение имеет Pen. expansum. На поврежденных плодах (яблоках и др., но не цитрусовых) нередко развиваются и менее специализированные плесени, как Pen. crustaceum, Aspergillus или Sterigmatocystis niger.

Aspergillus fumigatus, Aspergillus flavus и некоторые другие известны как возбудители заболеваний (микозов) человека и высших животных (см. стр. 86—87). Thielavia basicola — паразит на корнях различных культурных растений: табака, льна и др.

С другой стороны, некоторые Aspergillaceae находят и полезное применение. Так, например, Aspergillus oryzae, обладающий чрезвычайно сильным диастатическим действием, употребляется в Японии для осахаривания риса при приготовлении водки «саке». Виды Citromyces и некоторые другие, как Sterigmatocystis niger, обладают способностью вызывать лимоннокислое брожение (см. стр. 71). Penicillium roqueforti и Pen. camemberti играют существенную роль в приготовлении сыров «Рокфор» и «Камамбер», придавая им характерный вкус и аромат. Наконец, Monascus purpureus находит применение в китайской кухне при приготовлении так называемого красного риса (разваренные зерна засеиваются этим грибом и получают красную окраску).

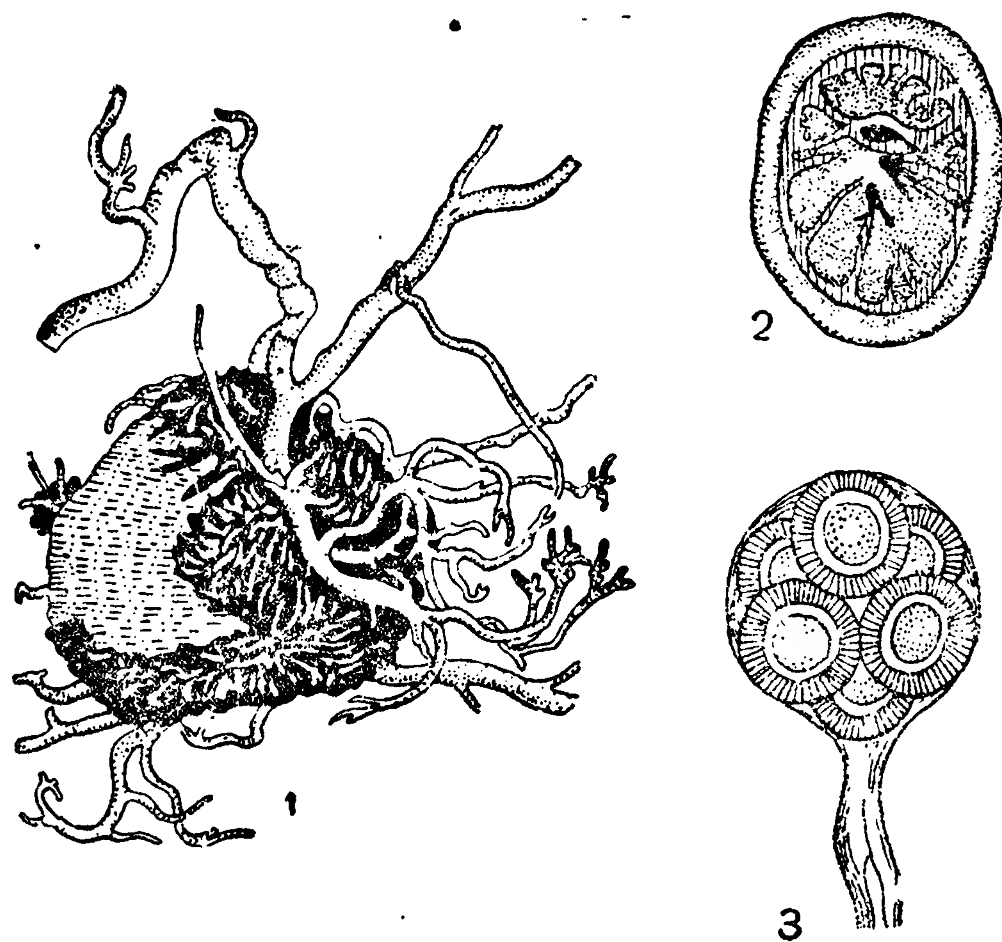


Рис. 167. Elaphomyces cervinus: *1* — плодовое тело с корнями сосны, *2* — разрез плодового тела, *3* — сумка с аскоспорами (*1* и *2* естественная величина).

3 и 4. Сем Terfeziaceae и Elaphomycetaceae. Эти семейства представлены формами с крупными подземными плодовыми телами, похожими на трюфели, но отличающимися от них беспорядочным расположением сумок, как это свойственно всем Plectascales. Относящиеся сюда виды, повидимому, являются обязательными микоризообразователями и в искусственной культуре не получены, поэтому история развития их неизвестна.

Различаются эти семейства между собою тем, что у Elaphomycetaceae оболочка плодового тела (перидий) резко отграничена от внутренней ткани, а у Terfeziaceae этого нет. Главным представителем Terfeziaceae является род Terfezia, свойственный преимущественно тропикам. Плодовые тела его съедобны и были известны еще древним грекам под именем трюфелей. Terfezia transcaucasica встречается в Закавказьи и употребляется в пищу под именем кавказского трюфеля. Также съедобна Terphezia leonis, растущая в средиземноморьи.

Elaphomycetaceae с родом Elaphomyces, из которого у нас встречаются E. variegatus и E. cervinus (рис. 167, олений трюфель). Эти виды нередко поражаются паразитным грибом Cordyceps ophioglossoides, булавовидные плодовые тела которого высовываются на поверхность почвы.

Раньше к указанным семействам относили еще некоторые роды с подземными плодовыми телами, помещаемые в настоящее время на основании истории развития среди Tuberales.

5. Сем. Onygenaceae. Это небольшое семейство выделяется особенно по условиям существования. Все представители его поселяются на различных животных остатках, содержащих роговые вещества: на рогах, копытах, перьях, используя их как источник питания. При этом роговое вещество, гидролизируясь,

размягчается и растворяется. Хотя Onygenaceae могут быть выращены в культуре на обычных средах, не содержащих рога, но все-таки естественная связь их с животными субстратами подчеркивается тем, что споры их хорошо прорастают только после обработки желудочным соком. Можно предполагать, что и в естественной обстановке их прорастание связано с прохождением через кишечник животного.

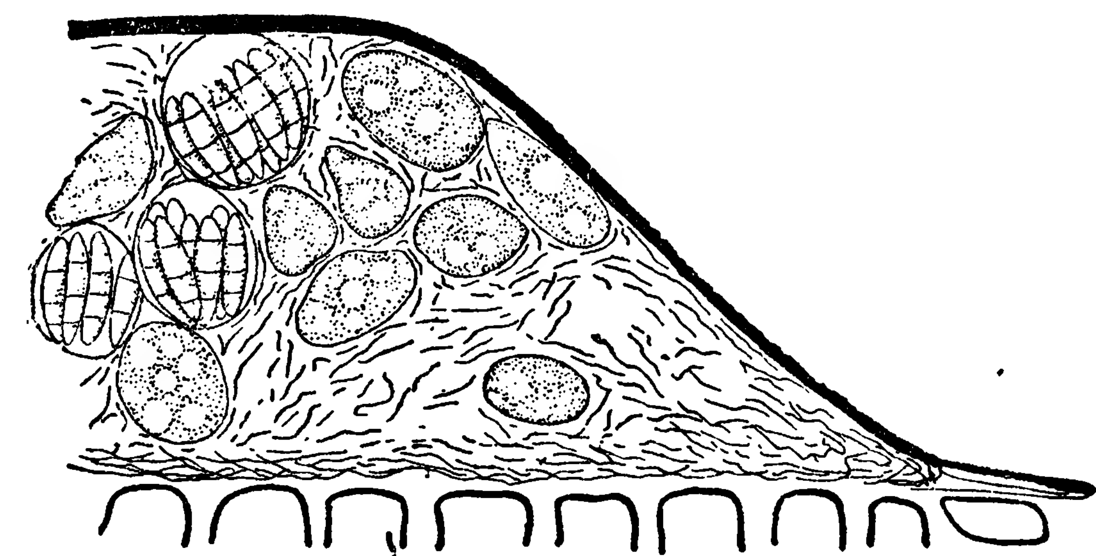


Рис. 168. Plectodiscella piri. Разрез через край стромы с сумками, отделенными друг от друга стерильной тканью. В некоторых сумках видно по восемь многоклетных спор, другие еще без спор.

Морфологически Onygenaceae характеризуются тем, что их небольшие шаровидные аскокарпы приподняты каждый на короткой ножке. Внутри них развиваются сумки. При созревании оболочки сумок растворяются, так что споры свободно лежат в образующейся к тому времени полости плодового тела и освобождаются затем вследствие разрушения общей оболочки его. Представителями Onygenaceae могут служить: Onygena equina — на копытах и рогах и Onygena corvina — на перьях.

6. Сем. Myriangiaceae. Сюда относится большое число видов, довольно различных в подробностях строения. Поэтому эта группа нередко рассматривается как целый порядок со многими семействами в нем. Однако она показывает довольно ясные связи с остальными Plectascales и может быть поэтому включена в них в качестве семейства.

Myriangiaceae имеют почти исключительно тропическое и субтропическое распространение в большинстве как паразиты на листьях. Характерным признаком их является то, что сумки внутри плодового тела расположены изолированно, большей частью беспорядочно и каждая в особой полости, окруженной стерильной тканью (в так называемых loculi). У простейших представителей, как Kusanoopsis, плодовое тело зачаточное, с мало развитым перидием, у других образуются более плотные плодовые тела округлой или неправильной формы. Из встречающихся у нас представителей можно указать на Plectodiscella piri, паразитирующую в Закавказьи на листьях Pirus и образующую здесь под кутикулой плоские сплетения гиф — стромы. В них беспорядочно располагаются округлые сумки с 8 многоклетными аскоспорами в каждой (рис. 168). Сюда же, повидимому, нужно отнести большой род Pleospora (несколько сот видов). Из него у нас обычны Pl. herbarum и некоторые другие на стеблях различных травянистых растений. Конидиальные спороношения у Pl. herbarum типа Alternaria (рис. 169, *2*). Сумчатые плодовые тела темноокрашенные. Находящиеся в них сумки цилиндрические и расположены параллельно друг другу; они отделены прослойками вертикально вытянутых тонких гиф, похожих на парафизы, но отличающихся тем, что их верхние концы не свободны, а переходят прямо в выше лежащую ткань (псевдопарафизы). Аскоспоры многоклетные, темноокрашенные. Плодовое тело открывается благодаря засыханию и отпаданию верхней части его (рис. 169, *1*).

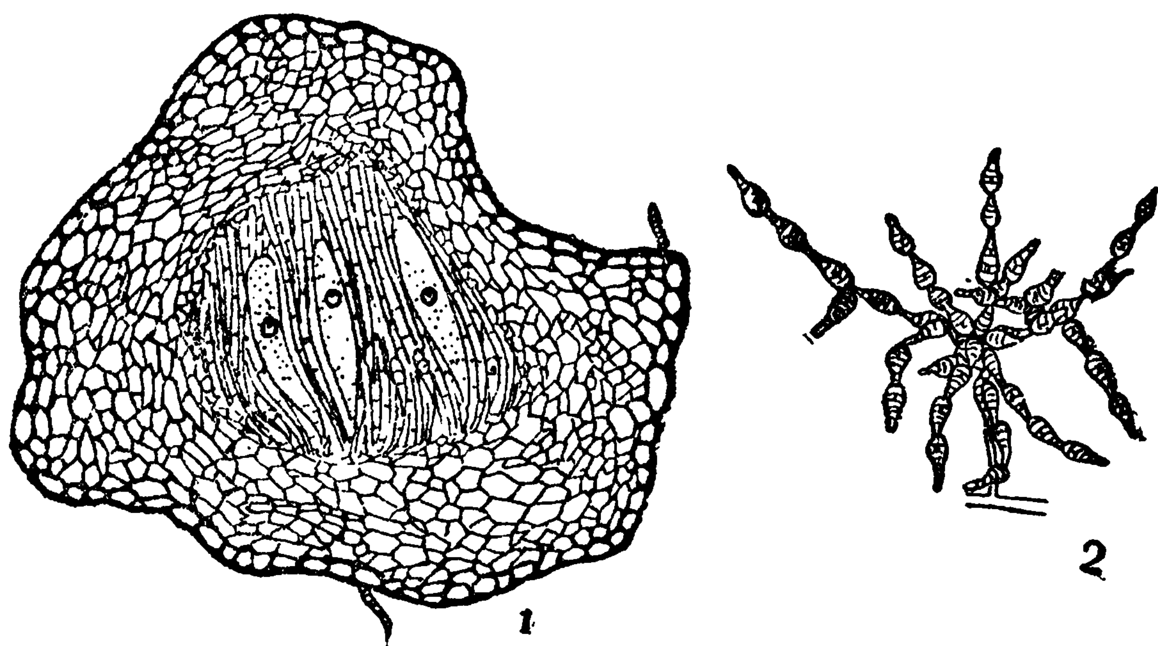


Рис. 169. Pleospora herbarum: *1* — разрез плодового тела, *2* — конидии (Alternaria).

Филогенез Plectascales

Филогенетические связи Plectascales рисуются в следующем виде. Низшие представители, как Gymnoasceae, довольно тесно примыкают к Protascales специально к Endomycetaceae. Образование аскогенных гиф, свойственное Gymnoascaceae, в зачатке наблюдается иногда и у Endomyces. Например, у End. lindneri наблюдалось известное разрастание из места слияния двух клеток и образование не одной, а двух сумок.

От Gymnoascaceae прямо вверх выводятся Aspergillaceae. У них черты Plectascales выражены наиболее типично, и поэтому они занимают здесь центральное положение. Морфологически к ним довольно близки Onygenaceae, специализированные по условиям существования. Elaphomycetaceae и Terfeziaceae специализированы в другом направлении: приспособления к подземной жизни и микоризообразованию. Они представляют известные черты сходства с Tuberales, но это, всего вероятнее, результат одинакового образа жизни (подземные грибы), т. е. представляется конвергенцией. Что касается, наконец, Myriangiaceae, то эта группа, примыкая низшими представителями к Gymnoascaceae, высшими значительно уклоняется от остальных Plectascales. Параллельное расположение сумок и их цилиндрическая форма у Pleospora напоминает следующий порядок Perisporiales и даже Sphaeriales. У близкой к ней Leptosphaeria еще больше сходства с Sphaeriales. У одних видов этого рода (L. doliorum) строение напоминает Pleospora, а у других (L. acuta) имеются типичные перитеции с отверстием на вершине и настоящие парафизы между сумками, как это свойственно Sphaeriales, куда часто и относят Leptosphaeria.

ЛИТЕРАТУРА К PLECTASCALES

Arnaud, 1918, Les Astérinées. Thèse.

Bessonoff, 1919. Über die Zuchtung von Pilzen auf hochkonzentrierten Nährböden .. Ber. d. bot. Ges. Bd. 37.

Biourge Ph., 1923. Les moisissures du groupe Penicillium. La Cellule, v. 3.

Blochwitz, 1929. Die Aspergillaceen. Ann. mycol, v. 27.

Dale, 1903, Observations on Gymnoascaceae. Ann of Bot., v 17.

Dangeard P. A., 1907. L'origine du perithèce. Le Botaniste, v. 10.

Derk, 1925. L'heterothallisme dans le genre Penicillium. Bul. soc. Mycol. de France, v. 40.

Dodge, 1929. The higher Plectascales. Ann. mycol., v. 27.

Dodge, 1933. The perithecium and ascus of Penicillium. Mycologia, v. 25.

Fraser and Chambers, 1907. The Morphology of Aspergillus herbariorum, Ann mycolog., v. 5.

Grigoraki, 1925. Recherches sur les dermatophytes. An. Sci. nat.

Haenicke, 1916. Verehrbungsphysiolog. Untersuchungen an Arten von Penicillium. Zeitschr f. Bot., Bd. 8.

Johan-Olsen O., 1912. Monographie d. Penicillium. Crist. Vid. Selsk. Skr., math.-nat. kl., № 11.

Joung, 1931. The morphology and cytology of Monascus purpureus. Amer. Journ. Bot., v. 18.

Курсанов и Алексеева, 1938. Голубая и зеленая плесень на плодах цитрусовых, Советские субтропики.

Matruchot et Dassonville, 1890—1901. Sur les champignons de Herpes. Rev. Gen de Bot, v. 15, 16, 17.

Petrak, 1921—23. Mycologische Notizen, 3 u. 5. Ann. mycolog , v. 19, 21.

Satina, 1923. Beitrage zur Kenntnis der Ascomyceten. Bot. Arch., Bd. 3.

Schikorra, 1909. Ü. Entwicklungsgeschichte von Monascus. Zeltschr. f. Bot., 1.

Stevens and Weedon, 1923 Three new myriangiaceous Fungi Mycologia, v. 15.

Theissen und Sydow, 1917. Synoptische Tafeln. Ann. mycol., v. 15.

Theissen, 1918. Vorentwurfe zu den Pseudosphaeriales. Ann. mycol., v. 16.

Thom, C. and Church, 1926. The Aspergilli.

Thom C., 1930 The Penicillia.

Wehmer C. 1901. Die Pilzgattung Aspergillus. Mem. Soc. phys. nat. Génève, v. 33.

Westling R., 1911. Die grunen Species der Gattung Penicillium. Archiv fur Bot. v. 11.

Woronichin, 1914. Plectodiscella piri. Mycol. Zbl., Bd. 4.

Zaleski, 1927. Über die in Polen gefundenen Arten der Gruppe Penicillium. Bull. Acad. Polonaise Sci.

4. ПОРЯДОК PERISPORIALES

Perisporiales, как и Plectascales, имеют вполне замкнутые плодовые тела (клейстокарпии), но отличаются тем, что сумки в них, обыкновенно находящиеся в небольшом числе, расположены не без порядка, а соединены в пучок, поднимающийся от нижней части плодового тела. Сумки обычно овальны; парафизы между ними не развиваются. Большинство относящихся сюда форм являются поверхностными паразитами на листьях, реже сапрофитами.

Рис. 170. Sphaerotheca pannosa на листе персика, поверхностный мицелий с конидиеносцами.

Сюда относятся следующие два главные семейства:

1. Семейство Erysiphaceae. Мицелий бесцветный. Исключительно паразиты.

2. Семейство Perisporiaceae. Мицелий темноокрашенный. Паразиты и сапрофиты.

1. Сем Erysiphaceae. Это очень естественное и характерное семейство представлено исключительно облигатно паразитными видами, поселяющимися на листьях и других молодых частях различных растений, где их поверхностно развитой мицелий образует беловатый пушок, покрывающийся затем как бы мучнистым налетом от развивающихся конидий (явление, известное под именем мучнистой росы, откуда название Erysiphaceae — мучнеросные грибы, рис. 170).

Erysiphaceae известно около сотни видов, из коих многие в свою очередь разделяются на ряд форм, или биотипов, имеющих иногда и мелкие морфологические отличия или отличающихся только физиологически, по способности заражать то или иное растение. Кроме того, известно немало таких, у которых наблюдались только конидиальные спороношения. Однако последние построены здесь столь характерно, что не оставляют сомнения в их принадлежности к Erysiphaceae. Большинство видов распространено в умеренных широтах, где они нередко имеют массовое развитие.

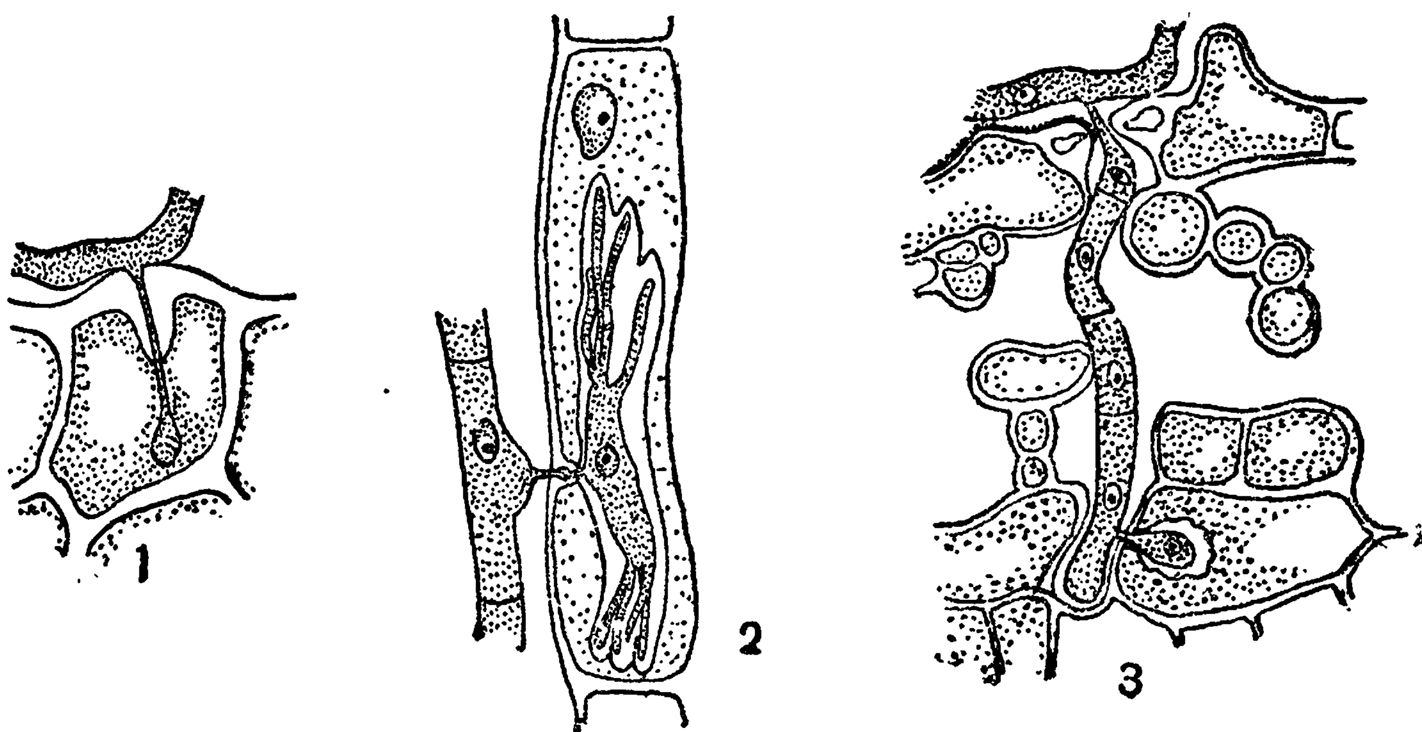


Рис. 171. Гаустории: *1* — Erysiphe communis, *2* — Erysiphe graminis; *3* — Phyllactinia suffulta.

Мицелий. Мицелий у Erysiphaceae бесцветный, сложенный из одноядерных клеток. Он рыхло стелется по поверхности эпидермиса пораженного органа, но в некоторых местах более плотно прикладывается к эпидермальным клеткам, образуя здесь большей частью особые, иногда слегка лопастные расширения, называемые аппрессориями. От них развиваются гаустории, прободающие стенку клетки эпидермиса и вздувающиеся на конце, достигнув ее полости. В некоторых случаях, например у Erysiphe graminis, гаустория получает форму лопастного тела, занимающего почти всю полость клетки хозяина (рис. 171, *2*). Гаустории являются единственным органом питания гриба и у большинства представителей проникают только в клетки эпидермиса. В некоторых случаях, например у Uncinula salicis и некоторых других, они захо-

дят глубже, пронизывая насквозь эпидермальную клетку и вздуваясь только в полости субэпидермальной клетки мезофилла. Несколько иначе развит мицелий у Phyllactinia. Здесь поверхностный мицелий совсем не развивает гаусторий, но дает короткие, большей частью 4-клетные ветви, которые проникают внутрь листа через устьица, и уже их конечные клетки образуют гаустории (рис. 171, *3*). Таким образом, у Phyllactinia в отличие от других Erysiphaceae известная часть мицелия (упомянутые 4-клетные ветви) оказывается эндофитной. Еще дальше пошло дело в том же направлении у Leveillula, где вначале весь мицелий развивается эндофитно и лишь позднее наружу через устьица выходят ветви его, развивающиеся в поверхностный мицелий.

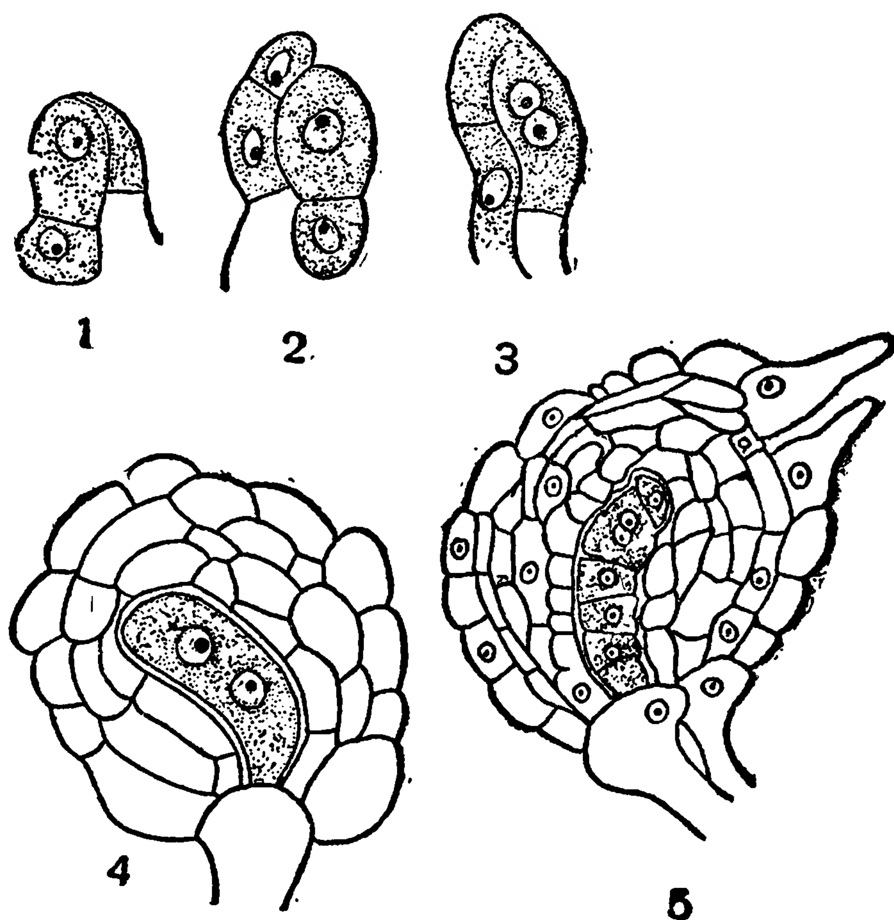


Рис. 172. Sphaerotheca castagnei: *1—5*— оплодотворение и ранние стадии развития плодового тела; в *5* — видна двуядерная клетка, развивающаяся далее в единственную сумку.

Органы бесполого спороношения представлены конидиеносцами в виде коротких приподнимающихся ветвей поверхностно стелящегося мицелия, отчленяющих на концах в базипетальном порядке четки овальных бесцветных конидий (рис. 170). У Leveillula такие же конидиеносцы высовываются наружу через устьица (рис. 176). Эти очень характерно построенные конидиальные спороношения получили название Oidium или Oidiopsis (последнее в том случае, если, как у Leveillula или Phyllactinia, на конце конидиеносца сидит только одна конидия, а не целая цепочка их). Конидии здесь, как и все другие клетки Erysiphaceae, как в мицелии, так и в клейстокарпиях, содержат по одному клеточному ядру.

Сумчатые плодовые тела (клейстокарпии) образуются также у всех видов поверхностно (об условиях образования их см. стр. 114). В зрелом состоянии они имеют вид темных шариков, еле различимых невооруженным глазом. Развитие их начинается с образования половых органов в виде коротких боковых выростов одной или двух соседних гиф поверхностного мицелия. Женский отросток состоит всего из одной одноядерной клетки — оогония, или аскогона, а мужской, более тонкий, делится на две клетки: нижнюю — ножку и верхнюю—собственно антеридий; обе также одноядерные. Антеридий прикладывается к верхней части аскогона, оболочки на месте соприкосновения растворяются, и мужское ядро переходит в аскогон (рис. 172). Согласно исследованиям прежних авторов (Герпер и др.), сейчас же за этим следует и слияние ядер, однако, согласно современным представлениям о половом процессе у высших грибов (см. стр. 44—45), такой немедленной кариогамии здесь происходить не должно, и ядра только сближаются друг с другом. Это представление находит подтверждение и в некоторых более новых, правда немногочисленных, исследованиях (Бессонов, 1914). После оплодотворения аскогон разрастается в многоядерный мешок, который затем делится поперечными перегородками на ряд клеток, из них одна, предпоследняя, оказывается в большинстве случаев двуядерной, а другие — одноядерными. У Sphaerotheca, где в плодовом теле имеется всего одна сумка, эта последняя образуется прямо из

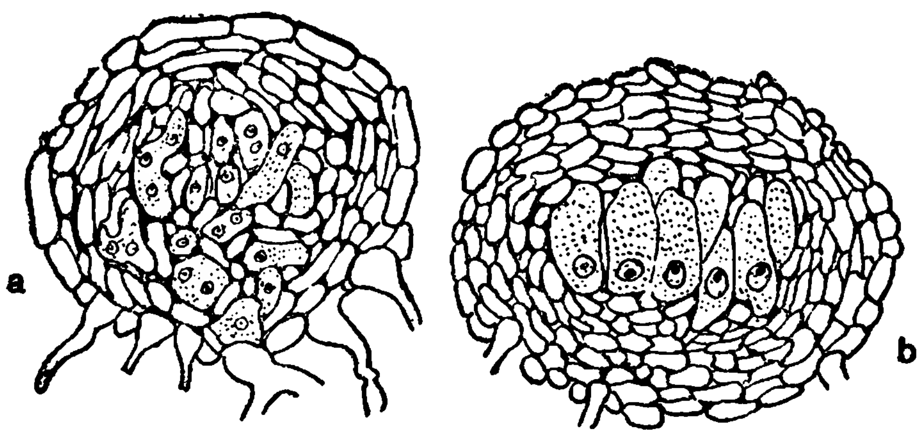


Рис. 173. Phyllactinia corylea, разрезы через плодовые тела: *a* — более молодая стадия, видны аскогенные гифы, *b* — более взрослая стадия, видны сумки, каждая с одним копуляционным ядром.

вышеуказанной двуядерной клетки, причем в ней происходит кариогамия и т. д. (рис. 172, 5). У таких родов, как Erysiphe или Phyllactinia, где сумок в плодовом теле несколько, из двуядерной клетки (или двуядерных, если их было несколько) образуются короткие аскогенные гифы, и уже на их концах формируются сумки (образования крючков здесь, повидимому, не происходит, но имеет место нормальная кариогамия и дальнейшее редукционное деление копуляционного ядра) (рис. 173)[1].

Одновременно с описанным развитием оплодотворенного аскогона происходит его обрастание гифами, берущими начало преимущественно прямо под основанием половых органов. Сначала они располагаются в один слой, а затем получают многослойное расположение и приобретают псевдопаренхиматический характер. Наружный слой их, сложенный из плоских табличатых клеток, буреет, его оболочки утолщаются, и он образует собственно оболочку клейстокарпия. Что же касается внутренних слоев, то они сохраняют нежные бесцветные стенки и образуют так называемое ядро плодового тела. Среди его псевдопаренхиматических элементов располагается пучок сумок (или одна сумка).

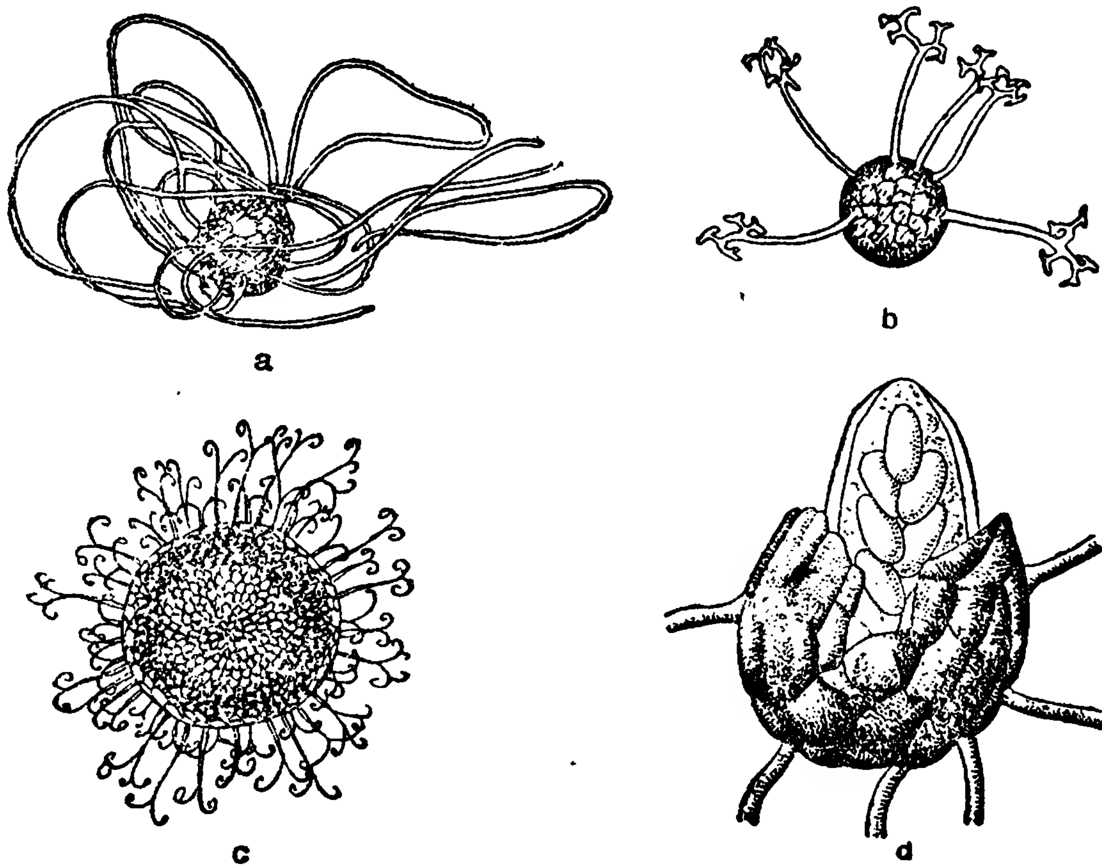


Рис. 174. Клейстокарпии. *a* — Erysiphe, *b* — Microsphaera, *c* — Uncinula; *d* — прорастающий клейстокарпий Sphaerotheca, одна сумка со спорами.

Некоторые клетки оболочки клейстокарпия дают выросты, развивающиеся в так называемые придатки (appendices), играющие, повидимому, известную роль в распространении плодовых тел, а вместе с тем по постоянству своего строения представляющие весьма важные систематические признаки. В некоторых случаях они мало чем отличаются от обыкновенных гиф мицелия и, стелясь по субстрату, переплетаются с ними (например у Erysiphe, рис. 174, *a*). У большинства других они имеют более специальное строение и идут свободно или в горизонтальной плоскости, или приподнимаясь кверху. Так, например, у Microsphaera придатки повторно вильчато разветвляются на концах на манер оленьих рогов (рис. 174, *b*), у Uncinula они загнуты на конце крючком (рис. 174, *c*). У Phyllactinia имеются придатки двух сортов: одни отходят от экваториальной линии клейстокарпия и расходятся горизонтально в виде прямых неразветвленных шипов с луковицеобразным расширением у основания; другие придатки на том же клейстокарпии отходят кверху от его полярной части и разветвлены в виде кисточек. Они выделяют слизистое липкое вещество, которое сливается в общую крупную каплю на полюсе плодового тела (рис. 175). При созревании клейстокарпии у форм с свободными придатками отрываются от субстрата. Этому способствует, с одной стороны, строение самой оболочки клейстокарпия, часто более тонкой с нижней стороны, вследствие чего при высыхании она впячивается внутрь и обрывает прикрепленные здесь гифы мицелия. С другой стороны, в этом отделении от субстрата имеют известное значение и придатки. Они гигроскопически изгибаются и, зацепляясь и склеиваясь друг с другом концами, соединяют плодовые тела в рыхлые комки, которые легко подхватываются ветром.

[1] Несмотря на многочисленные исследования, посвященные половому процессу Erysiphaceae, многое здесь остается еще невыясненным. Так, прежде всего неясно, каким образом у оплодотворенного аскогона с его дикарионом получаются снова одноядерные клетки и между ними одна или несколько двуядерных. С другой стороны, некоторые авторы, как Данжар, отрицают здесь оплодотворение в смысле слияния карпогона с антеридием (см. стр. 45).

У Phyllactinia наблюдаются особенно любопытные приспособления в указанном направлении. Основные вздутия горизонтальных шипообразных придатков имеют здесь более тонкие стенки с нижней стороны и более толстые с верхней. Вследствие этого при высыхании нижняя сторона более сокращается (дает складки и т. д.), и в результате придаток поворачивается книзу. Так как это происходит более или менее одновременно во всех придатках, то в результате клейстокарпий приподнимается на них, как на ходулях (рис. 175, *2*). В таком виде он легко сдувается ветром и, попав на другой субстрат, приклеивается к нему каплей слизи, выделяемой верхними кистевидными придатками. Благодаря указанному строению клейстокарпий, у большинства Erysiphaceae отделяющийся от субстрата, является сам по себе органом распространения гриба. У Erysiphe и др., где придатки переплетаются с мицелием, отделение плодовых тел от субстрата происходит труднее и имеет место только после разрушения (сгнивания) мицелия[1].

Клейстокарпии прорастают обыкновенно только на другой год, и даже аскоспоры у некоторых видов образуются в сумках только после зимовки. Самое прорастание происходит таким образом, что сумки и внутренняя псевдопаренхима плодового тела взбухают, впитывая воду. Под их давлением оболочка плодового тела разрывается, сумки высовываются наружу и выбрасывают свои споры (рис. 174, *d*). Аскоспоры подхватываются ветром и, попадая на соответствующее растение, дают первое весеннее заражение его. Образующиеся здесь вскоре конидии служат для быстрого размножения гриба в течение лета. Они способны к немедленному прорастанию и быстро теряют свою всхожесть. У некоторых видов (Sphaerotheca pannosa, Uncinula spiralis) способна к зимовке и самая грибница в трещинах коры или в почках.

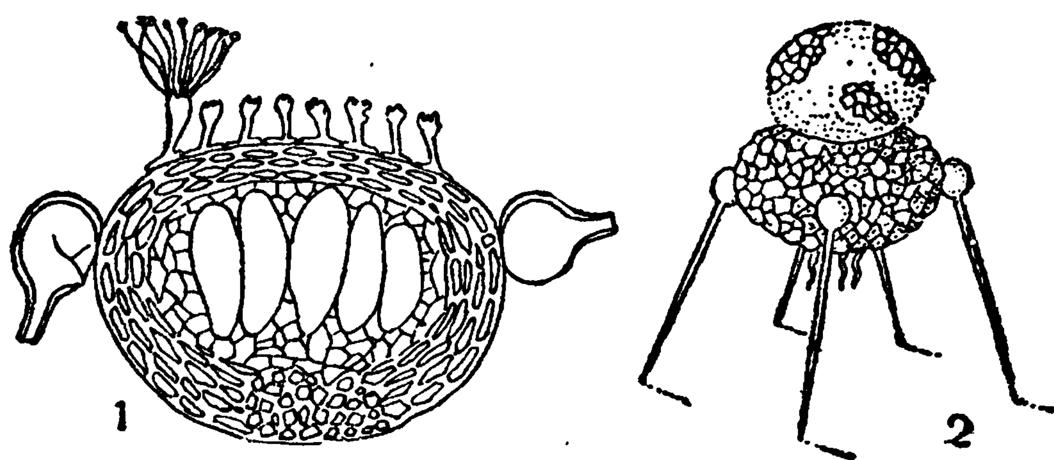


Рис. 175. Phyllactinia corylea: *1* — клейстокарпий в разрезе с придатками двух родов; *2* — цельный клейстокарпий, приподнятый на придатках, на верхнем полюсе — капля слизи.

Условия развития Erysiphaceae. По образу жизни все Erysiphaceae облигатные паразиты. Хотя их аскоспоры и конидии легко прорастают просто в капле воды, давая с узких концов своих ростковые трубочки, но получить дальнейшее развитие их в сапрофитных условиях до сих пор не удалось. В естественной обстановке в паразитных условиях развитию Erysiphaceae благоприятствуют сухость атмосферы и яркое освещение. Согласно исследованиям Hammarlund (1925) в сухом воздухе образование конидий происходит обильнее и всхожесть их больше. Такое же повышение всхожести наблюдается у конидий, образовавшихся на ярком свету, по сравнению с теми, которые развились в темноте или при пониженном освещении. Непосредственные наблюдения в природе также показывают, что особо сильное развитие Erysiphaceae имеет место в сухое лето или вообще в странах с сухим климатом (например в средней или передней Азии). Лишь для первых стадий инфекции они нуждаются, повидимому, в капельножидкой воде в виде росы или дождя. С другой стороны, отмечается очень сильное развитие некоторых Erysiphaceae в оранжереях и вегетационных домиках, где они нередко вызывают большие опустошения (например Sphaerotheca pannosa на розах и особенно Erysiphe graminis на злаках в вегетационных опытах).

Воздействие на ткани. По характеру воздействия на пораженные ткани Erysiphaceae, как и другие облигатные паразиты, характеризуются тем, что по крайней мере на первых стадиях развития отношения между хозяином и паразитом напоминают скорее симбиоз, чем обычный паразитизм:

[1] По указаниям Gossipovitch et Mladen (1929), придатки плодовых тел у Uncinula и др. служат не для рассеивания их, а для удержания на месте. Их кончики ослизнены и в сухую погоду приклеиваются к субстрату, но отклеиваются во время дождя.

клетки хозяина, даже те, в которые внедрилась гаустория гриба, не отмирают, а показывают иногда даже как бы известные признаки стимуляции в своей жизнедеятельности в виде некоторого разрастания, накопления питательных веществ и т. д. Листья клена, пораженные Uncinula aceris, значительно дольше сохраняют зеленую окраску осенью в пораженных местах, чем в свободных от паразита.

Классификация Erysiphaceae устанавливается на основании строения клейстокарпиев. Главнейшие роды следующие:

I. Клейстокарпии с одной сумкой.

1) Sphaerotheca. Придатки нитевидные, переплетающиеся с грибницей.

2) Podosphaera. Придатки не гибкие, свободно растущие вверх, вильчато разветвленные на концах.

II. Клейстокарпии с несколькими сумками.

3) Erysiphe. Придатки нитевидные, переплетающиеся с грибницей.

4) Leveillula. Клейстокарпии и их придатки, как у Erysiphe, но грибница первоначально эндофитная. Позднее из нее развивается и эктофитная грибница, а на ней образуются клейстокарпии.

5) Microsphaera. Придатки свободные, на концах вильчато разветвленные.

6) Uncinula. Придатки свободные, на концах закрученные спиралью или крючком.

7) Phyllactinia. Придатки двух родов: одни — отходящие экваториально, шиповидные, с вздутием у основания; другие — расположенные на вершине клейстокарпия, разветвленные кистевидно.

Наиболее важные и распространенные виды. Из представителей, имеющих особо важное значение или особо распространенных, заслуживают упоминания:

Sphaerotheca pannosa с двумя формами: f. persicae (на персиках) и f. rosae (на розах). Очень важный вредитель названных растений.

Sph. mors uvae на видах Ribes. Этот паразит занесен в 1900 г. из Америки и теперь всюду распространен в Европе, являясь очень важным вредителем крыжовника.

Sph. castagnei (Sph. humuli или Sph. macularis) с очень большим количеством физиологических форм на разных растениях.

Podosphaera oxyacanthae с рядом форм на различных розоцветных (яблоня, айва, персик и др.).

Erysiphe graminis с очень большим количеством форм, приуроченных к разным злакам.

Erysiphe labiatarum с большим количеством форм на различных губоцветных.

Erysiphe cichoriacearum — сборный вид с большим количеством форм на различных растениях, особенно на сложноцветных.

Erysiphe communis (Erys. polygoni — сборный вид, с массой форм, установлено 130) на растениях различных семейств.

Microsphaera alphitoides на листьях молодых побегов дуба; очень распространенный вид, до недавнего времени известный лишь в конидиальной стадии под названием Oidium dubium или Oidium quercinum; последние годы у нас наблюдается всюду обильное образование клейстокарпиев.

Uncinula necator (U. spiralis =Oidium Tuckeri) — серьезный вредитель винограда, вызывающий болезнь, известную под названием пепелицы. Гриб занесен из Северной Америки в 70-х годах прошлого столетия и первоначально был известен только в конидиальном состоянии (Oidium Tuckeri); сейчас обнаружены и клейстокарпии (в Крыму).

Uncinula salicis и U. aceris — очень распространенные виды на ивах и кленах.

Leveillula taurica — повидимому, сборный вид на растениях из различных семейств. Огромного развития достигает в Малой и Средней Азии, где придает характерный вид пейзажу, покрывая листья растений мучнистым сероватым налетом.

Phylactinia suffulta — сборный вид на различных древесных и травянистых растениях.

Борьба с мучнеросными грибами, производящими иногда значительные опустошения в тех или иных культурах, облегчается их поверхностным положением на растении. Здесь наиболее применяют опыливание растений мелко раздробленной серой (серный цвет). На некоторые другие виды (например Sphaeroth. mors uvae) сильно действуют мышьяковистые соли.

Erysiphaceae представляют очень хорошо ограниченную группу специализированных паразитов, приспособившихся к эктофитному существованию. Филогенетически они связываются, как и остальные Perisporiales, с Plectascales. Что касается эволюции в пределах самого семейства Erysiphaceae, то некоторые, как Гейман, ставят здесь вначале Leveillula с ее эндофитным мицелием. Однако кажется более вероятным, что эндофитизм ее — вторичного происхождения и что в начале ряда нужно поставить такие формы, как Erysiphe с их мало диференцированными придатками на плодовых телах. Отсюда эволюция могла итти в следующих основных направлениях: 1) вторичное приспособление к эндофитизму (Leveillula, отчасти Phyllactinia), 2) диференцировка придатков в свободные образования (Microsphaera, Uncinula, Phyllactinia). Односумковые роды, Sphaerotheca и Podosphaera, являются параллельными: первая Erysiphe, а вторая — Microsphaera и, вероятно, приобрели этот признак вторично.

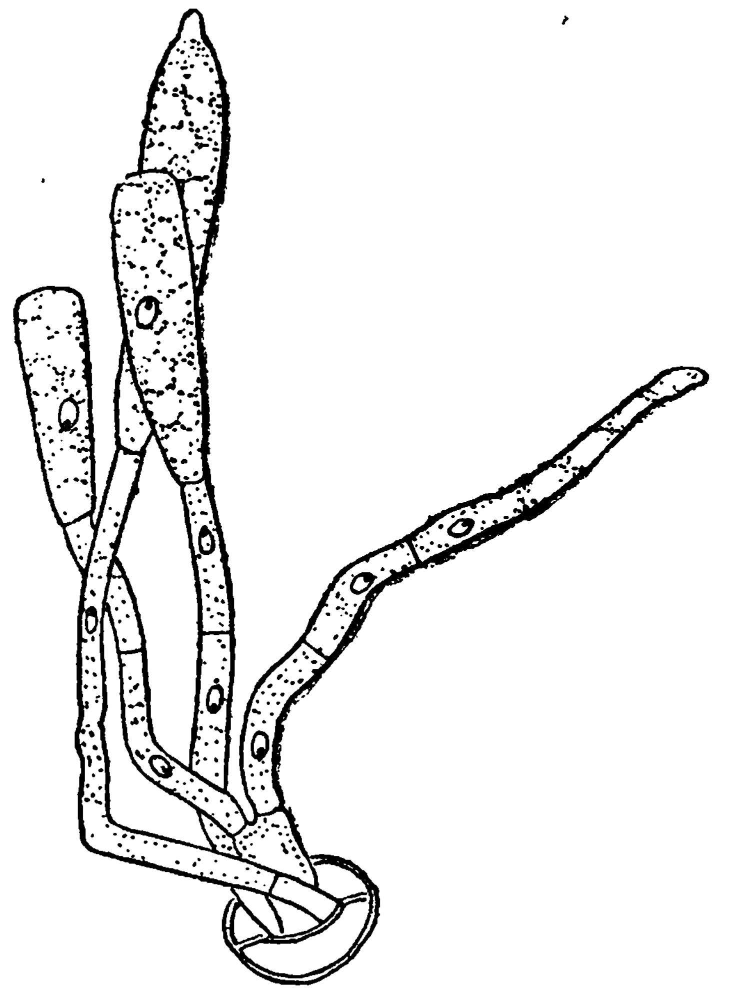


Рис. 176. Leveillula taurica, конидиеносцы, высовывающиеся через устьице.

2. Сем Perisporiaceae. В отличие от Erysiphaceae, сем. Perisporiaceae ограничено весьма неясно и связывается постепенными переходами, с одной стороны, с Plectascales, а с другой — Sphaeriales и другими пиреномицетами. Сюда относятся преимущественно тропические и субтропические формы, в огромном большинстве эктофитные паразиты. Мицелий поверхностный, темноокрашенный, прикрепляющийся к эпидермису особыми отростками, так называемыми гифоподиями. Кроме того, у большинства развивается и внутренний мицелий, в виде ответвлений наружного, проникающий в лист через устьица. Этот внутренний мицелий бессцветный (рис. 177). Такой характер строения и роста мицелия встречается кое-где и в других группах аскомицетов (например Sphaeriales), особенно растущих в сырых тропических местообитаниях. В этих случаях, так же как и во многих других, поверхностный темноокрашенный мицелий разрастается радиально и более или менее равномерно во все стороны из общего центра и носит название астериноидного (греческое aster — звезда).

На наружном мицелии образуются сумчатые плодовые тела строения, сходного с Erysiphaceae (рис. 177, *2*). В некоторых случаях они содержат по одной только сумке (Balladyna), в других по нескольку, расположенных пучками. Из относимых сюда представителей можно указать еще Parodiopsis и Meliola. У последней плодовые тела очень похожи на Erysiphaceae, иногда с такими же придатками (M. furcata).

Сюда же нередко присоединяют грибы так называемой «черни», очень обычные у нас на листьях разных растений (тополь, слива, яблоня, малина и др.) и объединяемые часто в род Apiosporium (Capnodium или Fumago). По существу — это сапрофиты, питающиеся на листе выделениями тлей. Мицелий их поверхностный, темноокрашенный, без гаусторий. На нем описаны весьма различные спороношения. Во-первых, темные хламидоспоры, на которые распадаются гифы; в сахаристых средах они размножаются почкованием (Dematium pullulans старых авторов). Во-вторых, указаны различные конидиаль-

ные спороношения: отдельные конидиеносцы, коремии, расширенные наверху чашевидно, пикниды двух сортов. Наконец, указываются и сумчатые спороношения, развивающиеся на особых темноокрашенных ветвящихся стромах. Согласно некоторым современным данным здесь объединено несколько различных грибов разного систематического положения, но недостаточно еще изученных. Самое название Apiosporium предлагается поэтому упразднить.

Филогенез Perisporiales

Порядок Perisporiales филогенетически выводится из Plectascales. Последние характеризуются, в общем, весьма примитивным строением плодовых тел. Они или зачаточные (Gymnoascaceae), или более развитые, но с примитивным внутренним строением. Сумки внутри них расположены без всякой определенной ориентировки, и аскоспоры освобождаются только после разрушения (сгнивания) оболочки плодового тела.



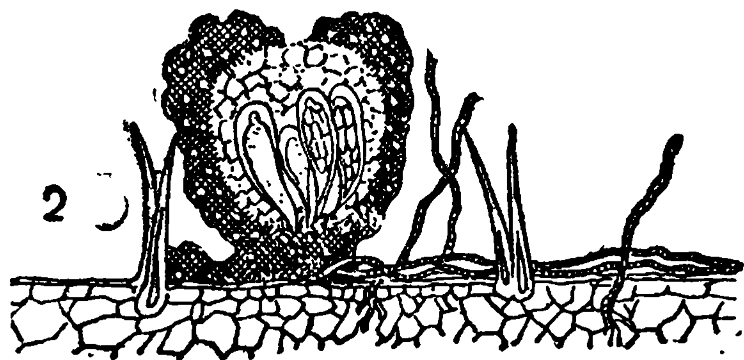


Рис. 177. Parodiopsis: *1* — разрез через лист с поверхностным темным мицелием и внутренним светлым; *2* — разрез листа с плодовым телом гриба.

В отличие от них Perisporiales эволюционировали, вырабатывая способность к активному выбрасыванию аскоспор вслед за их созреванием. В связи с этим сумки в их плодовых телах приобретают определенную ориентировку, располагаясь параллельным пучком, поднимающимся от основания к вершине плодового тела. Также и форма самих сумок из неопределенно округлой у Plectascales делается более или менее вытянутой. При созревании таких сумок они значительно набухают и своим давлением разрывают оболочку плодового тела в ее верхней части, высовываясь через образовавшуюся таким образом щель своими концами. В результате повышающегося в них тургора они растягиваются дальше, высовываясь концами еще больше наружу, и, наконец, разрываются на вершине. При этом споры из них выбрасываются с некоторой силой. Таким образом, в общем у Perisporiales эволюция выражается в приспособлении к активному разбрасыванию аскоспор, чего совершенно лишены Plectascales.

Что касается эволюции в пределах самого порядка Perisporiales, то здесь несомненно семейство Perisporiaceae должно считаться более примитивным. Это следует из менее определенных у его представителей формы и строения плодового тела, а также и из того, что здесь имеется большое число сапрофитных форм, а имеющиеся паразиты мало специализированы и развивают как внутренний, так и наружный мицелий. Наоборот, Erysiphaceae представляют высоко специализированную группу облигатных паразитов, притом приспособившихся к необычному в общем характеру паразитизма: через посредство поверхностного мицелия. Внутренний мицелий у большинства их совершенно отсутствует, и лишь у Leveillula и отчасти Phyllactinia, повидимому, вторично выработался внутренний мицелий. Таким образом, Erysiphaceae должны пониматься как конечный член эволюции в пределах Perisporiales.

ЛИТЕРАТУРА К PERISPORIALES

Allen, 1936. A cytological Study of Erysiphe polygoni. Journ. Agr. Res., v. 57.
Arnaud G., 1918. Les Asterinées. Thèse.
Бессонов Н. А., 1914. Некоторые данные о развитии перитеция в сем. Erysiphaceae. Труды по микологии.

Blakman and Fraser, 1905. Fertilisation in Sphaerotheca. Ann. Bot., v. 19;
Blumer, 1933. Die Erysiphaceen Mitteleuropas. Beitr. z. Kryptogamenfl. d. Schweiz, B 7, H. I.
Dangeard, 1907. L'origine du perithèce chez les Ascomycètes Le Botaniste, v. 10.
Eftimiu et Kharabush, 1928. Le développement des périthêces et le phénomène de la réduction chromatique chez les Erysiphacées. Le Botaniste, v. 20.
Gossipovitch et Mladen, 1929. Sur le mécanisme de la séparation des périthèces chez les Erysiphacées. C. r. Acad. Paris, v. 188, № 16.
Hammarlund, 1925. Zur Genetik, Biologie und Physiologie einiger Erysiphaceen. Hereditas, v. 7.
Harper, 1905. Sexual reproduction... in certain Mildews. Carnegie Inst. Washington, Publ. № 57.
Harper, 1895. Die Entwicklung des Peritheciums bei Sphaerotheca castagnei. Ber. d. bot. Ges., Bd. 13.
Hein, 1927. Studies on morphogenesis and development of the ascocarp of Sphaerotheca castagnei. Bull. Torreys bot. Club, v. 54.
Ячевский А. А., 1927. Карманный определитель грибов, II. Мучнеросные грибы.
Laibach 1930. Ueber die Bedingungen der Perithecienbildung bei den Erysipheen. Jahrb. w. Bot., B. 72.
Neger, 1901 и 1902. Beitr. z. Biologie der Erysipheen. Flora, Bd. 88 и 90.
Salmon, 1900. A monograph of the Erysiphaceae. Mem. Torrey bot. Club, 9.
Savulescu, 1926. Considerations systematiques sur les Erysiphacées. Ann. scient. d. Acad. d. Etudes Agronom. Bucharest, v. I.
Theissen, 1916. Mycolog. Abhandlungen. Verh. zool.-botan. Gesellschaft, Wien, Bd. 66.
Theissen, 1916. Beitr. z. Systematik der Ascomyceten. Ann. mycol., v. 14.
Winge, 1911. Encore la Sphaerotheca castagnei. Bull. soc. mycol. France, v. 27.
Zimmermann, 1924. Sammelreferate ü. d. Beziehungen zwischen Parasit und Wirtspflanze. I. Die Erysiphaceae. Zbl. f. Bakt., II Abt.

PYRENOMYCETES

Понятие пиреномицеты употребляется здесь не в смысле определенной таксономической категории, а лишь как объединение нескольких порядков плодосумчатых аскомицетов, характеризующихся тем, что плодовые тела их построены по типу перитециев. Большей частью они имеют вид мелких округлых телец, с полостью внутри, сообщающейся с внешним миром при помощи узкого отверстия на вершине, иногда оттянутой в носик. Стенки плодового тела многослойные. Наружные слои их часто псевдопаренхиматические с темными кутинизированными стенками, а внутренние — из светлых тонкостенных клеток. В других случаях стенки перитеция светлые, мягкие, более ясного гифенного строения. От дна полости перитеция кверху вырастает пучок сумок, большей частью перемешанных с бесцветными парафизами. Сумки созревают постепенно и по мере этого вытягиваются, внедряются верхушкой в отверстие перитеция и выбрасывают наружу свои споры. После этого оболочка сумки спадает, и на ее место встает следующая (рис. 62). Во многих случаях активного выбрасывания аскоспор из перитеция не происходит, и споры освобождаются в его полости вследствие расплывания оболочек сумок. Впоследствии они выходят наружу через отверстие перитеция в общей взбухающей слизи или освобождаются при разрушении его стенки.

Перитеции образуются или одиночно на мицелии, или часто собраны на особом сплетении мицелия — так называемой строме, причем оказываются обыкновенно более или менее погруженными в нее. В последнем случае иногда они теряют свои собственные оболочки и представлены просто в виде полостей в строме (Dothideales, некоторые Hypocreales). Самые стромы — плоские, округлые или более сложных очертаний, иногда ветвящиеся. Они бывают светлого или темного цвета, мягкой или твердой консистенции. Кроме перитециев, среди пиреномицетов чрезвычайно распространены различные конидиальные спороношения в виде свободных конидиеносцев или пикнид и подушечек.

Для сторонников учения о полифилетическом происхождении грибов из разных водорослей пиреномицеты играли раньше особую роль в филогенетических построениях. Их мелкие полузамкнутые плодовые тела имеют известное сходство с цистокарпиями некоторых красных водорослей (например Ро-

lysiphonia). Это сходство усугублялось еще строением половых органов и способами оплодотворения.

Здесь впервые для сумчатых грибов были обнаружены многоклетные архикарпы с длинной трихогиной, высовывающейся иногда наружу из общего сплетения гиф и оплодотворяемой спермациями. Такие явления, описанные у некоторых пиреномицетов, входящих в состав лишайников, а также у немногих самостоятельно живущих форм, считались типичными для пиреномицетов вообще (рис. 140). Все это давало основание для сближения полового процесса пиреномицетов с оплодотворением у красных водорослей, где также имеется трихогина и оплодотворение ее спермацием. В свою очередь на основании этого пиреномицеты, а за ними и все другие сумчатые грибы выводили филогенетически из красных водорослей. Такие представления поддерживаются кое-кем и в настоящее время, особенно в американской литературе. Однако более подробное изучение полового процесса в разных группах аскомицетов заставляет отказаться от такой концепции.

Как было указано выше (стр. 233), такая половая функция спермациев представляет скорей всего вторичное явление, возникшее на почве утраты первоначального оплодотворения. При этом она встречается не только у пиреномицетов, но и в других группах сумчатых грибов, а также у базидиомицетов, уже совершенно утративших первоначальные половые органы. Возможно, что и у некоторых пиреномицетов спермации играют аналогичную роль, однако она у них нигде не доказана с полной достоверностью.

При таком положении нужно признать, что отмечавшееся сходство между пиреномицетами и красными водорослями представляет только внешнее случайное совпадение, и поэтому отпадают основания для филогенетического сближения этих столь разнородных во всем остальном групп растительных организмов.

Пиреномицеты могут поэтому рассматриваться в общем как дальнейшая ступень эволюционного ряда плодосумчатых грибов. В частности, их положение среди других определяется тем, что их плодовые тела более совершенно приспособлены к активному разбрасыванию спор, что́ в зачаточном состоянии намечается уже у Perisporiales.

Пиреномицеты, которых известно более 10 000 видов, трактовались раньше как единый порядок Pyrenomycetales, с подразделением его на несколько подпорядков. Однако, так как родственные связи между этими предполагаемыми подпорядками остаются довольно неясными, то кажется правильнее, по крайней мере при современном состоянии наших знаний, толковать их как самостоятельные порядки. Нужно еще добавить, что и в пределах отдельных порядков филогенетические отношения далеко не ясны, и вообще систематика пиреномицетов находится еще в значительной мере на уровне искусственной системы. Это объясняется в первую очередь малой изученностью представителей этой огромной группы. Большинство их известно только в гербарных экземплярах, а история развития подробно изучена лишь у сравнительно очень немногих.

К пиреномицетам можно отнести следующие описываемые ниже порядки: Hypocreales, Sphaeriales, Dothideales, Hemisphaeriales. В известной мере к ним же по строению плодового тела приближается порядок Laboulbeniales, который, однако, значительно более отличается от остальных.

5. ПОРЯДОК HYPOCREALES

Эта группа, содержащая около 1000 видов, характеризуется главным образом тем, что здесь, в отличие от остальных пиреномицетов, не образуется темного пигмента. Мицелий обычно бесцветный. Плодовые тела мягкие, светлоокрашенные. Они располагаются или свободно, или на особых стромах, имеющих такую же мягкую консистенцию и светлую окраску. Сумки расположены пучками на дне плодового тела; парафизы между ними нередко отсутствуют. Группа Hypocreales может быть не вполне естественная, так как основной при-

Схема систематического разделения Hypocreales

	Споры одноклетные Amerosporae	Споры двуклетные Didymosporae	Споры многоклетные Phragmosporae	Споры сетчато разделенные Dictyosporae	Споры нитевидные Scolecosporae
I. Плодовые тела одиночные, погруженные в субстрат **1. Hyponectrieae**	Hyponectria	Charonectria	—	—	—
II. Плодовые тела, не погруженные в субстрат, со стромой или без нее А Строма рыхло-войлочная **2. Hypomyceteae**	—	Hypomyces	—	—	—
В. Строма мясистая или стромы нет 1) Аскоспоры темноокрашенные **3. Melanosporeae**	Melanospora	—	Letendraea	Bivonella	—
2) Аскоспоры светлоокрашенные а) Плодовые тела одиночные или на поверхности стромы **4. Nectrieae**	Nectriella	Nectria	Calonectria Gibberella	Pleonectria	—
в) Плодовые тела, погруженные в строму а') Аскоспоры не нитевидные, плодовые тела имеют ясную собственную оболочку **5. Hypocreeae**	Polystigma	Hypocrea	—	Uleomyces	—
в') Аскоспоры нитевидные. Плодовые тела не имеют собственной оболочки, отличимой от стромы **6. Clavicipitatae**	—	—	—	—	Epichloe, Claviceps, Cordyceps

знак — отсутствие темного пигмента — не является вполне постоянным и, кроме того, у близких по остальному форм наблюдается у одних светлая, а у других темная окраска перитеция[1].

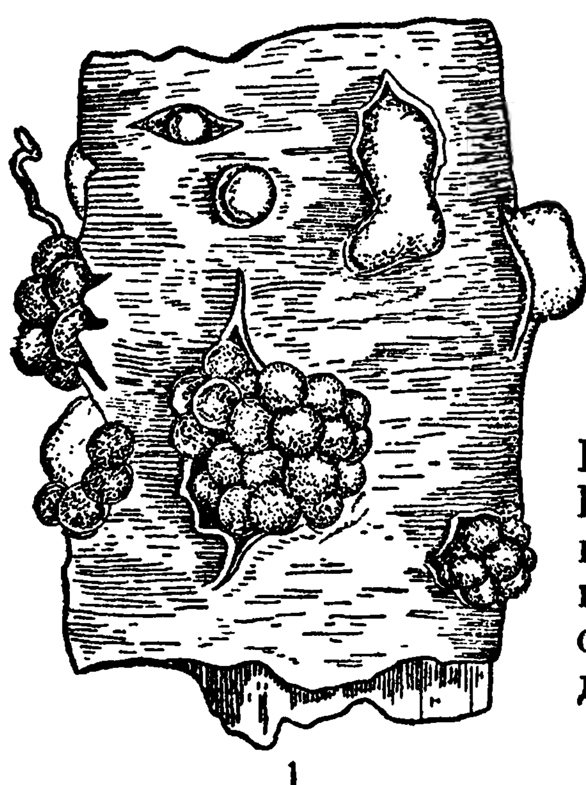
Систематическое разделение производится разными авторами различно: на основании отсутствия и присутствия стромы, степени ее развития и отношения к ней плодовых тел, или на основании строения аскоспор. И тот и другой принцип в основе должен быть признан искусственным (см. таблицу на этой стр.).

Наиболее естественной является последняя группа (Clavicipitatae), сохраняющаяся как нечто цельное и при том, и при ином принципе классификации.

[1] Ввиду указанного иногда группа Hypocreales как таковая уничтожается, и представители ее разделяются между другими порядками пиреномицетов (например в определителе Ячевского); однако особенности большинства Hypocreales столь резко бросаются в глаза, что рассмотрение их в целом виде представляется во всяком случае целесообразным.

Из отдельных представителей следует специально отметить следующих.

Hypomyces. Виды его (около 80) преимущественно паразитируют на плодовых телах высших базидиальных грибов. H. chrysospermus нередко встречается на гимениальной поверхности представителей рода Boletus. У данной формы отмечается образование на концах гиф одноклетных крупных хламидоспор, окрашенных в золотистый цвет. Они известны под названием Sepedonium chrysospermum. У другого вида, H. ochraceus, на пластинчатых грибах, особенно на Russula и культурном шампиньоне, также образуются хламидоспоры, но они здесь большею частью двуклетны и напоминают по внешности телейтоспоры Puccinia. Это спороношение известно под названием Mycogone (в данном случае M. puccinioides).



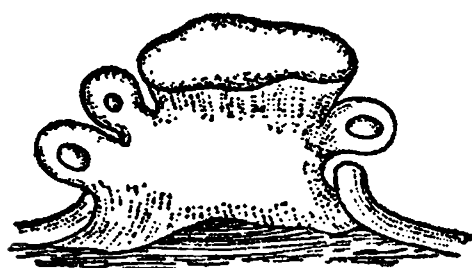
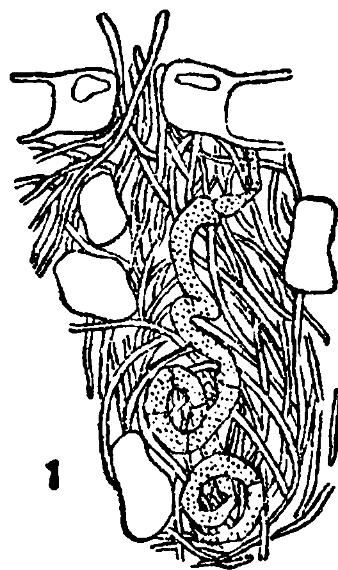
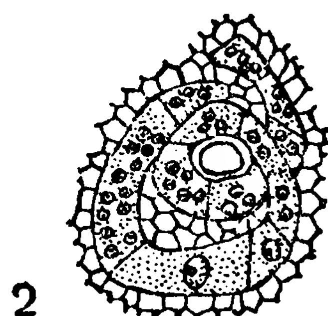


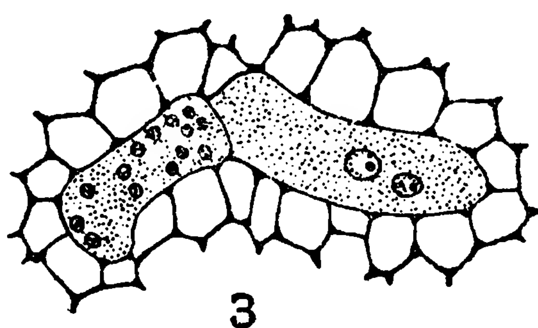
Рис. 178. Nectria cinnabarina: *1* — стромы на коре дерева; *2* — вертикальный разрез через строму, вверху с конидиями, а с боков с перитециями.

Melanospora (около 40 видов). Преимущественно сапрофитные виды. Некоторые (M. parasitica) являются паразитами на различных грибах.

Nectria (около 400 видов) и примыкающие к ней более мелкие роды, Calonectria, Gibberella и Pleonectria, отчасти сапрофитные, отчасти паразитные, имеют плодовые тела как свободные, так и на стромах. Многие отличаются обилием и разнообразием конидиальных спороношений. Конидиеносцы развиваются одиночно или коремиями и т. п.; у некоторых (Nectria cinnabarina и др.) конидии образуются на особых ярко окрашенных стромах, считавшихся раньше самостоятельными грибами под названием Tubercularia (рис. 178). Особенно распространено и характерно у многих родов этой группы конидиальное спороношение типа Fusarium (вытянутые и большей частью изогнутые многоклетные конидии на коротких, мало диференцированных конидиеносцах)[1].







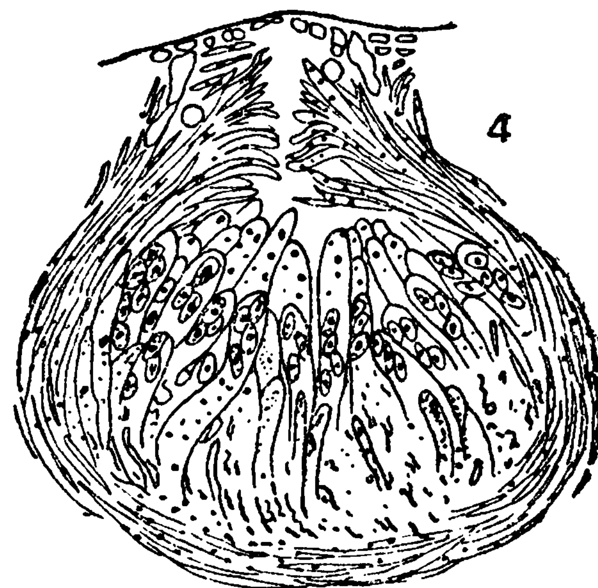


Рис. 179. Polystigma rubrum: *1* — заложение перитеция, видна спираль архикарпа, *2* — нижняя часть архикарпа, большая одноядерная клетка — женская, многоядерная, сверху налево от нее мужская, *3* — переход мужского ядра в женскую клетку и образование первого дикариона, *4* — разрез через перитеций с сумками.

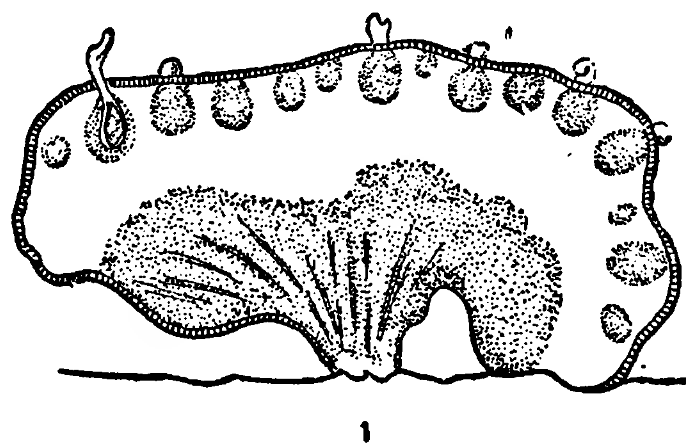
Из наиболее распространенных и имеющих практическое значение видов здесь можно указать: Nectria cinnabarina — паразит или сапрофит на различных лиственных деревьях. Чаще всего бывает в конидиальной стадии в виде красных подушечек (Tubercularia vulgaris). Nectria galligena — паразит, вызывающий незарастающие раны на стволах и ветвях (рак плодовых деревьев).

[1] Кроме того, в настоящее время описано много Fusarium, у которых сумчатые спороношения неизвестны и которые относятся поэтому к несовершенным грибам.

Calonectria graminicola вызывает так называемую снежную плесень озимых посевов (главным образом в конидиальном состоянии Fusarium nivale). Gibberella saubinetii вызывает фузариоз хлебных злаков, особенно пшеницы, известный под именем пьяного хлеба. Обычно встречается конидиальное спороношение этого гриба — Fusarium roseum[1].

Polystigma (6 видов). Главный представитель P. rubrum — паразит на листьях видов Prunus (сливы, терна). На зараженных листьях развиваются под эпидермисом яркокрасные стромы гриба, приносящие сначала конидиальные спороношения в виде погруженных в ткань стромы пикнид. Затем к осени в тех же стромах залагаются сумчатые спороношения. Здесь появляется сначала архикарп в виде многоклетной гифы, закрученный в нижней части спиралью (рис. 179, *1*). В нем выделяются особенно две клетки: одна крупная одноядерная — оогоний, или аскогон, и другая, лежащая прямо под ней, многоядерная, функционирующая как антеридий. При оплодотворении одно ядро антеридия переходит через отверстие в поперечной перегородке в аскогон и там вместе с его ядром образует первый дикарион (рис. 179, *2*, *3*). Дальнейшее развитие происходит обыкновенно уже на отмерших и перезимовавших листьях весной. При этом из аскогона вырастают аскогенные гифы, и на них образуются сумки. Аскоспоры весной заражают новые листья Prunus.

Своеобразный половой процесс Polystigma в виде автогамии должен рассматриваться как вторичное явление, возникшее на почве утраты антеридия. Такая утрата вообще очень обычное явление у пиреномицетов, и это влечет за собой или самооплодотворение, как у Polystigma, или оплодотворяющую функцию спермациев (см. стр. 266).



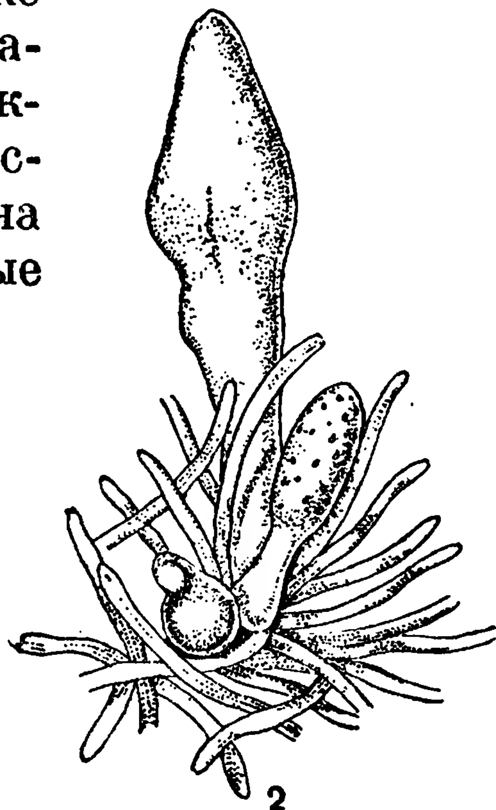


Рис. 180. *1* — Hypocrea rufa, *2* — Hypocrea alutacea.

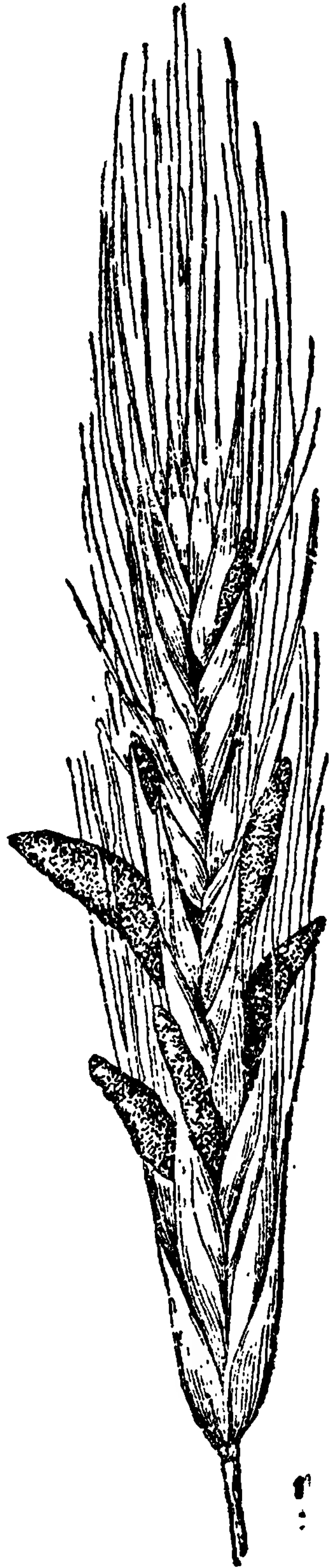
Большой род Hypocrea (около 180 видов) охватывает преимущественно сапрофитов, некоторые паразитируют на других грибах (см. стр. 96). Представителями могут служить H. rufa, H. alutacea (рис. 180).

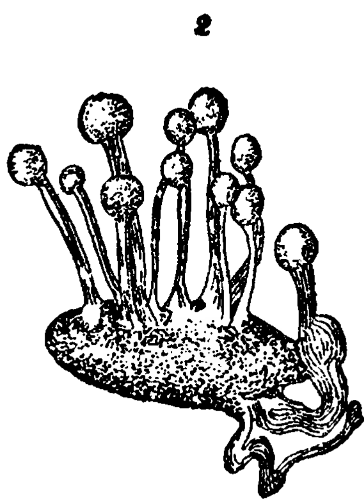
Epichlöe (14 видов). Главный представитель E. typhina — паразит на разных злаках, особенно на Phleum и Dactylis. Гриб развивает плоское ложе в виде чехла, окружающее верхнюю часть стебля. На нем образуются сначала конидии, а потом тесным слоем перитеции, причем первоначально белый чехол окрашивается в желтый цвет. При заложении перитециев наблюдались архикарпы сходного строения с Polystigma (Gäumann, 1927). Мицелий гриба пронизывает все растение и зимует в его подземных частях.

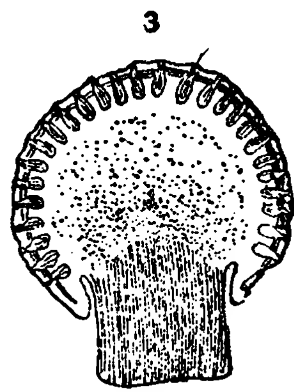
Claviceps (около 10 видов паразитов на злаках). Главный представитель C. purpurea — спорынья, особенно часто встречается на ржи, но может поражать и некоторые другие злаки. Во время цветения заражаются аскоспорами цветы. Мицелий проникает в нижнюю часть завязи, пронизывает ее своими гифами, вытесняя ее ткани, и уже через четыре дня после заражения образует здесь свои конидиальные спороношения, известные раньше под именем Sphacelia. Они представляют короткие конидиеносцы, расположенные тесным слоем на складчатой наружной поверхности гифенного сплетения. Конидиеносцы отчленяют бесцветные одноклетные конидии, и одновременно с этим выделяется сахаристый сок, привлекающий насекомых (так называемая медвяная роса). Насекомые разносят конидии на другие цветы, и таким образом заражение распространяется. После «отцветания» состояния Sphacelia гифы

[1] Вместе с ними и не менее часто встречается и дает тот же пьяный хлеб Fusarium subulatum, сумчатая стадия которого неизвестна.

гриба сплетаются более плотно, образуя склероций с наружной поверхностью, окрашенной в черно-фиолетовый цвет. Склероций разрастается в нижней части и, достигая у ржи нескольких сантиметров в длину, высовывается из цветочных и кроющих чешуй наружу (рис. 181, *1*). На верхнем конце его обычно можно заметить остатки засохшей Sphacelia, а иногда также и остатки рыльца пестика. Склероции по созревании падают на землю и там зимуют. Следующей весной они прорастают, развивая каждый по нескольку (до 20—30) красноватых стром, состоящих из длинной ножки и шаровидной головки на ее конце (рис. 181, *2* и *3*). Эти стромы берут начало из внутренних частей склероция и выходят, пробивая его наружные, окрашенные в темный цвет слои. На головках стром развиваются в большом числе перитеции в виде овальных полостей с узким отверстием на вершине. Как у других Clavicipitatae, они не имеют диференцированной собственной оболочки. Со дна их поднимается пучок сумок. Парафиз между сумками не образуется.







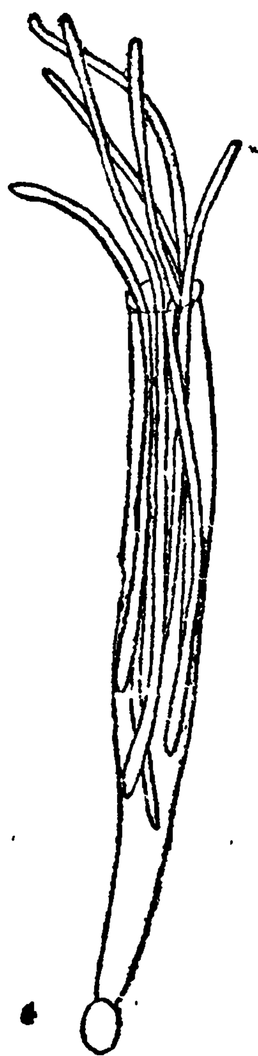


Рис. 181. Claviceps purpurea: *1* — колос ржи со склероциями спорыньи, *2* — прорастание склероция головчатыми стромами, *3* — разрез через головку стромы с перитециями, *4* — сумка с нитевидными спорами.

При заложении перитециев сначала формируются половые органы в виде ветвей одной и той же гифы (Killian, 1919). Между ними происходит копуляция. Сумки содержат по 8 нитевидных спор, выбрасываемых с известной силой из отверстия перитеция и разносимых далее ветром на цветок злака (рис. 181, *4*).

Claviceps purpurea делится на несколько биологических форм, приспособленных к тому или другому кругу хозяев. Кроме того, известно несколько морфологических видов, как Cl. microcephala на Phragmites и др.

Одна из форм спорыньи, приуроченная к Brachypodium, интересна по своей намечающейся разнохозяйственности (гетереции). Склероций у нее прорастает весной, когда цветов Brachypodium еще нет, но в это время цветет другой злак, обычно встречающийся вместе с первым, Milium effusum. Он и заражается аскоспорами. На нем развивается Sphacelia, и ее конидии уже заражают зацветающий к тому времени Brachypodium, на котором и образуются затем склероции. Таким образом, Milium является здесь промежуточным конидиальным хозяином для данного гриба.

Распространение крупных тяжелых склероциев ржаной спорыньи происходит в связи с деятельностью человека, но у некоторых форм наблюдаются приспособления к распространению природными агентами. Так, у Claviceps Wilsonii на водном злаке Glyceria склероции распространяются водой, в связи с чем они рыхлы и содержат воздух между клетками, что делает их пловучими. Склероции с Calamagrostis распространяются ветром, причем здесь имеются особые летучки, образованные из частей цветочных чешуй, из которых склероций не выпадает. Имеются аналогичные приспособления для распространения животными в виде крючков, образованных также цветочными чешуями (у Brachypodium).

Claviceps purpurea очень распространена на ржи и редко встречается на других хлебных злаках. Однако это объясняется не особо узкой специализацией данной формы, а только характером цветения соответственных злаков. У перекрестно опыляющейся ржи имеется открытое цветение, и поэтому завязь ее легко доступна для заражения. Большинство же других хлебных злаков — самоопылители и имеют закрытое цветение. Поэтому их завязь, скрытая в цветочных чешуях, не доступна уже инфекции. Если же искусственно раскрыть цветочные чешуи, например у пшеницы, то она так же заражается, как и рожь.

Claviceps purpurea, называемая спорыньей, имеет важное практическое значение. Оно заключается в основном не в снижении урожая, так как процент пораженных цветов ржи не очень велик, а в ядовитых свойствах склероция. Содержащиеся в них ядовитые вещества (корнутин, эрготинин и др.) вызывают сокращение гладких мышц и при больших дозах дают тяжелое, иногда смертельное заболевание, известное под именем «злые корчи». Оно наблюдается при потреблении хлеба из муки, полученной из недостаточно отсортированного от рожков спорыньи ржаного зерна. С другой стороны, при умеренных дозах спорынья находит большое применение в медицине, в гинекологической и акушерской практике (сокращение матки у родильниц). В аптеках она известна под названием Secale cornutum («рогатая рожь»).

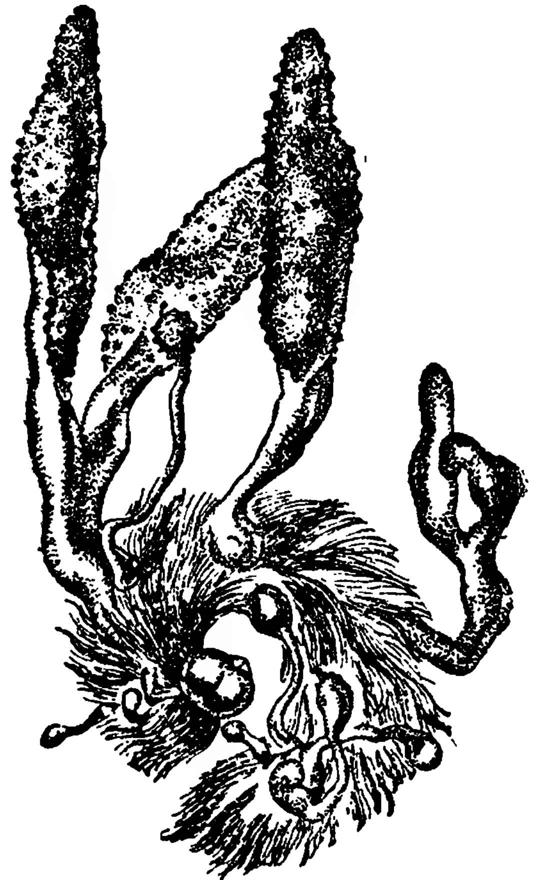


Рис. 182. Cordyceps militaris, стромы на мумифицированной гусенице.

Ввиду указанного двойственного значения спорыньи с ней, с одной стороны, приходится бороться, что достигается отделением ее от зерен, а в поле — ранней перепашкой под озимь, чтобы глубоко закопать склероции в почву. С другой стороны, для медицинских целей в некоторых странах ее даже умышленно разводят на ржи.

Claviceps purpurea может расти также в искусственной сапрофитной культуре, где развивается мицелий, конидиальные спороношения и иногда

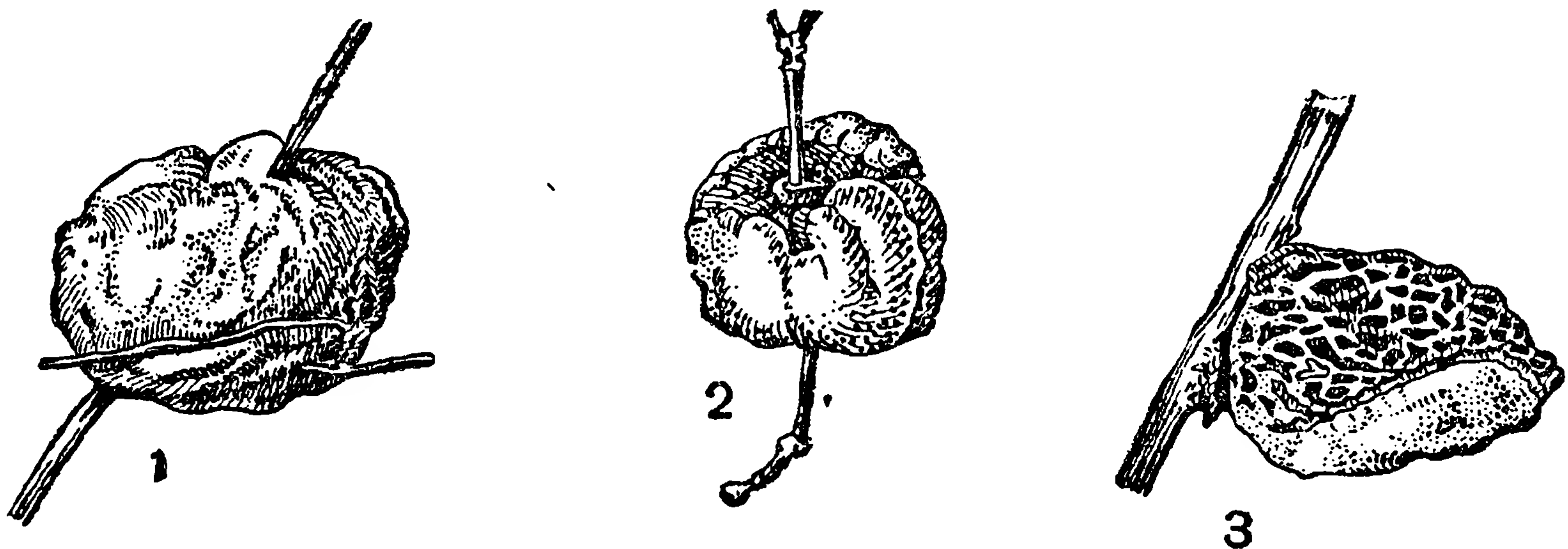


Рис. 183. Плодовые тела (стромы с перитециями) некоторых тропических Hypocreales: 1 — Mycocitrus, 2 — Mycomalus, 3 — Ascopolyporus (все почти в естественную величину).

зачатки склероциев, не имеющие определенной формы рожков. Вытяжка из такой сапрофитно выращенной спорыньи содержит те же вещества и имеет такое же фармакологическое значение, как естественный продукт (Mc. Crea, 1931 г.). Поэтому спорынью можно разводить для медицинских целей и в искусственной культуре.

Cordyceps (около 200 видов). Большинство видов — паразиты на насекомых, особенно на личинках, причем, пронизывая их тело, мумифицируют их. Из такой мумии, представляющей по существу склероций гриба, заключенный в покровы тела насекомого, вырастают стромы с перитециями. У высших представителей, как у нередкого у нас Cord. militaris (рис. 182) на гусеницах бабочек, они построены по тому же типу, как и у Claviceps, т. е. состоят из ножки

и расширенной верхней плодущей части. У низших форм стромы довольно мало диференцированы в виде бугорков или рожков на поверхности насекомого. Cordyceps образует также конидиальные спороношения с ветвящимися конидиеносцами типа Verticillium. Такие состояния на насекомых известны обычно под названием мускардины; из них особенно известна мускардина шелковичного червя. Часто также конидиеносцы соединяются в коремии, называемые Isaria.

Кроме видов, паразитирующих на насекомых, известны еще и такие, которые паразитируют на подземных грибах Elaphomyces и др. Из них у нас встречается крупный Cordyceps ophioglossoides.

Интересны некоторые тропические формы Hypocreales, напоминающие по форме и раскраске своих мясистых стром совершенно другие растительные объекты. Таковы: Mycocitrus (напоминает апельсин), Mycomalus (напоминает яблоко), Ascopolyporus (похож на копытообразное плодовое тело трутовика) (рис. 183).

ЛИТЕРАТУРА К HYPOCREALES

Barger, 1931. Ergot and Ergotisme. London.

Dangeard, 1907. L'origine du périthèce chez les ascomycètes. Le Botaniste, v. 10.

Gäumann, 1927. Mycologische Mitteilungen, III, Epichloe. Ann. mycolog., v. 25.

Killian, 1919. Sur la sexualité de l'ergot de siegle. Bull. Soc. mycol. France, v. 35.

Kirchhoff, 1929. Beitr. z. Biologie und Physiologie des Mutterkornpilzes. Zbl. f. Bakt., II Abt., B, 77.

Krause, 1930. Untersuch. über.... d. Ernährung, Belichtung und Temperatur auf d. Perithecienproduktion einiger Hypocreaceen. Zschr. f. Parasitenkunde, Bd. 2.

Krebs, 1936. Untersuch. ü. Pilz des Mutterkorns. Ber. Schweiz. bot. Ges., Bd. 45.

Mc. Crea., A. 1931. The reactions of Claviceps purpurea to variation of environment. Amer. Journ. Bot., v. 18.

*Наумов Н. А., 1916. Пьяный хлеб. Труды по миколог., № 12.

Nienburg W., 1914. Zur Entvicklungsgeschichte von Polystigma rubrum. Ztschr. Bot., B. 6.

Seaver, 1910. Hypocreales. North American Flora, v. 3.

Stäger, 1905. Beiträge zur Biologie des Mutterkornes. Zbl. Bakt., 2 Abt., Bd. 14.

Stäger, 1922. Beitrag zur Verbreitungsbiologie der Clavicepssclerotien. Zbl. Bakt., 2 Abt., Bd. 56.

Weese, 1916. Beiträge zur Kenntniss der Hypocreaceen. Sitzungsber. Akad. Wiss., Wien, Bd. 125.

6. ПОРЯДОК SPHAERIALES

Это один из наиболее обширных порядков среди грибов, насчитывающий более 7000 видов и уступающий в этом отношении только гименомицетам. Sphaeriales чрезвычайно распространены в природе и часто встречаются в огромном числе экземпляров на различных растительных субстратах, чаще как сапрофиты. Однако они обыкновенно мало бросаются в глаза, представляясь невооруженному глазу в виде черных точек, столь обычных у нас на сухих былинках и т. п.

Плодовые тела — типичного для пиреномицетов строения с отверстием на вершине, нередко оттянутой в носик или клювик. Сумки располагаются на дне перитециев пучком, большею частью перемешанные с парафизами. Характерным признаком для этого порядка является то, что оболочка перитеция черного цвета, большею частью твердой углистой консистенции. Если имеется строма, то и она такого же цвета и консистенции.

Классификация

В строении представителей Sphaeriales замечается значительный параллелизм с Hypocreales, и они классифицируются обыкновенно в общем по тем же основаниям: отсутствие или присутствие стромы, отношение к субстрату и т. д. Такая классификация носит характер искусственной, но истинные филогенетические отношения в этой обширной группе остаются еще недостаточно выясненными ввиду недостаточной изученности огромного большинства ее

представителей. Также недостаточно твердо установлены и общие границы ее, и разные авторы понимают ее то в более широком, то в более узком смысле. Sphaeriales занимают центральное положение среди других пиреномицетов. Они тесно примыкают к Hypocreales и отчасти к Dothideales; с другой стороны, с ними связываются Hysteriales и, может быть, Hemisphaeriales. Низшие представители их связываются с Perisporiales и Plectascales.

Здесь мы можем указать следующие важнейшие семейства.

I. Перитеции свободные, сидящие прямо на субстрате или на поверхности стромы, обычно слабо развитой.

А. Оболочка перитеция тонкая, большей частью мягкая. Перитеции грушевидные, свободные или отчасти погруженные нижней частью в субстрат. Большей частью копрофильные грибы. 1. Семейство Sordariaceae.

В. Оболочка перитеция твердая, углистая.

а) Стромы нет; плодовые тела поверхностные.

1) Перитеции без носика. 2. Семейство Sphaeriaceae.

2) Перитеции с длинным носиком. 3. Семейство Ceratostomaceae.

в) Строма — погруженная в субстрат, слаборазвитая, перитеции сидят на ее поверхности. 4. Семейство Cucurbitariaceae.

с) Стромы нет; перитеции — наполовину погруженные в субстрат или в рыхлое сплетение мицелия. 5. Семейство Amphisphaeriaceae.

II. Перитеции, погруженные в субстрат. Стромы нет.

А. Оболочка перитециев кожистая; носика нет. Парафизы у большинства не развиваются. Большей частью паразиты на листьях. 6. Семейство Mycosphaerellaceae.

В. Оболочка перитеция углистая; на вершине имеется носик; парафиз обычно не развивается. Большей частью сапрофиты, реже паразиты. 7. Семейство Gnomoniaceae.

III. Перитеции, погруженные в строму.

А. Строма образуется внутри субстрата; кроме гиф, в нее входят и частицы субстрата (клетки растения). Впоследствии строма выступает наружу обычно в виде полушаровидного черного тела. 8. Семейство Valsaceae.

В. Строма образуется только гифами гриба внутри субстрата и выступает позднее, чаще всего в виде плоского тела. 9. Семейство Diatrypaceae.

С. Строма поверхностная, шаровидная или разветвленная. 10. Семейство Xylariaceae.

1. Сем. Sordariaceae. Представители этого семейства очень распространены на навозе травоядных животных. Наиболее обычны виды Fimetaria (Sordaria) и Pleurage, кроме того, Sporormia, Neurospora и некоторые другие. Ввиду того, что Sordariaceae легко дают плодовые тела в чистой культуре, у многих из них довольно подробно изучена история развития. При заложении плодового тела развивается архикарп в виде многоядерной спирально завитой ветви. Антеридия как правило не развивается, и дальнейшее развитие идет апогамно. Из архикарпа вырастают аскогенные гифы в виде короткого, сближенного пучка, и на них путем нормального образования крючков формируются сумки (рис. 184, *1*, *2*).

У некоторых, как у распространеннейшей Fimetaria (Sordaria) fimicola, имеется нормальное оплодотворение. Здесь развивается такой же спирально закрученный, сложенный из многоядерных клеток архикарп и рядом с ним более прямой многоядерный антеридий. Между ними происходит слияние, причем мужские ядра переходят в архикарп и там ассоциируются с женскими в дикарионы. В других случаях, когда антеридия вблизи с архикарпом не развивается, последний может давать длинный гифообразный вырост. Он достигает какой-нибудь более отдаленной ветви, которая в этом случае функционирует как антеридий (Greis, 1937 г.).

Особое развитие имеет Sporormia intermedia. Здесь зачаток плодового тела представлен интеркалярным участком гифы, делящимся продольными и поперечными перегородками, так что получается комочек настоящей ткани. Дальнейшее его развитие не прослежено. Самые сумки цилиндрической формы

и обычно содержат по 8 темноокрашенных спор. У некоторых, как Pleurage anserina и Neurospora tetrasperma, образуется только по 4 споры, по одной около каждой пары ядер(рис. 137, 2). С другой стороны, у Pleurage zygospora число спор увеличивается до 16 вследствие распадения на две каждой из первоначальных 8 спор (см. рис. 70). Наконец, у Pl. coeruleotecta содержится 128 спор в сумке, причем все они образуются сразу около такого же числа клеточных ядер (рис. 137, 1) (копуляционное ядро сумки делится здесь не три раза, а семь раз).

Аскоспоры у Fimetaria овальные, одноклетные; у Pleurage они залагаются так же, как и овальные клетки, но затем один конец их сильно расширяется и превращается собственно в спору с темной оболочкой,а другой конец остается в виде цилиндрической бесцветной рукоятки (рис. 72). Наконец, у Sporormia и некоторых других аскоспоры в готовом виде состоят из нескольких в ряд расположенных клеток. В сумке споры обыкновенно окружены слизистой обверткой, а у Pleurage снабжены слизистыми шнуровидными придатками, отходящими один от рукоятки и другой от противоположного полюса самой споры. При активном и весьма энергичном разбрасывании аскоспор,

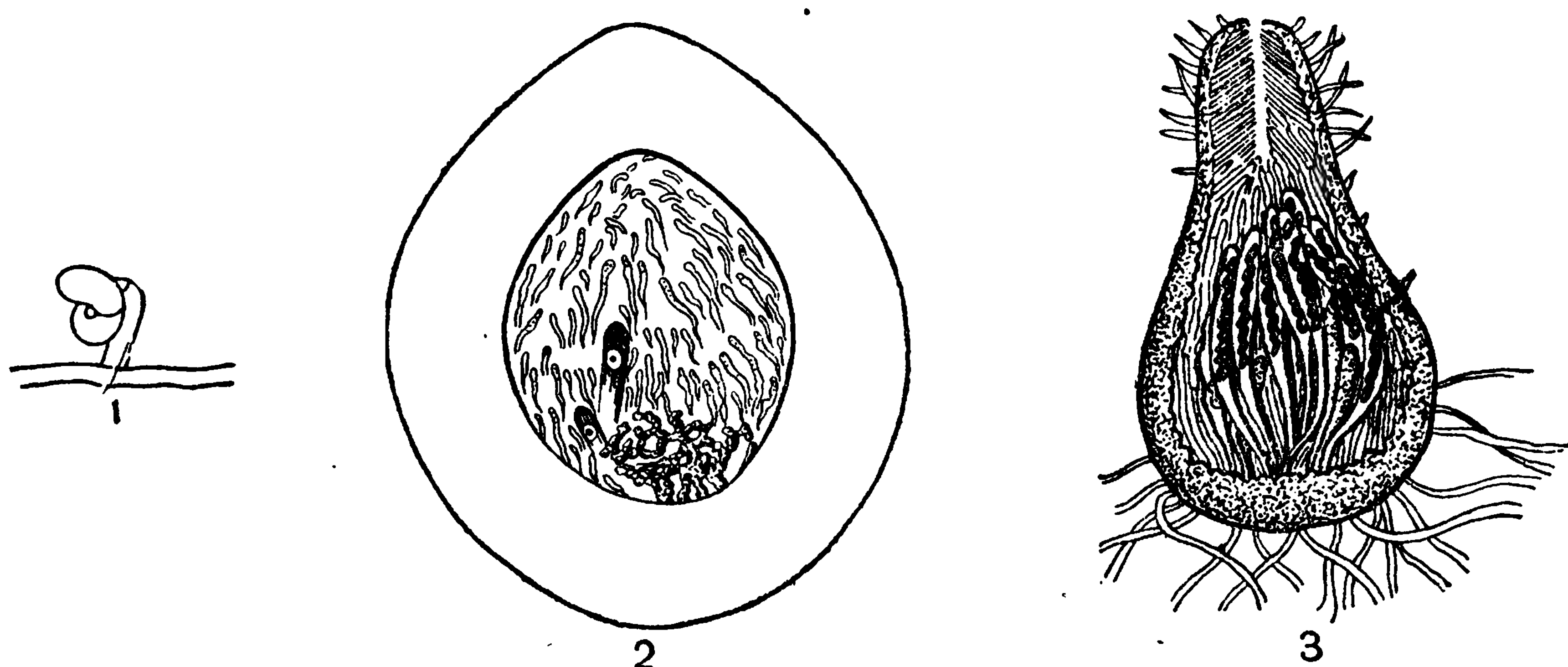


Рис. 184. Pleurage fimiseda: 1 — спиральный архикарп без антеридия, 2 — разрез через молодой перитеций с пучком аскогенных гиф (темных) в основании и двумя одноядерными сумками на них, 3 — разрез зрелого плодового тела.

свойственном Sordariaceae, слизистые обвертки или придатки имеют значение для приклеивания их к окружающим предметам (главным образом к траве; см. стр. 141). Некоторые виды, близкие по строению аскоспор с Fimetaria отличаются присутствием стромы, в которую погружены перитеции. Они объединяются в особый род Hypocopra.

Ввиду удобства культуры Sordariaceae также много изучались экспериментально. Особенно виды Neurospora служат излюбленным объектом экспериментально-генетических исследований (см. стр. 58).

К Sordariaceae близок также Chaetomium, встречающийся сапрофитно на различных субстратах, в том числе и на навозе. Он отличается тем, что перитеции его покрыты закрученными волосками. Аскоспоры здесь не выбрасываются из перитеция, а выпадают в его полость при рано наступающем разрушении сумковых оболочек и затем в общей слизи выступают наружу. Chaetomium часто выделяется в особое семейство Chaetomiaceae.

Виды Chaetomium распространены в почве и имеют также известное практическое значение, особенно как разрушители деревянных клееных конструкций (например фанеры и изделий из нее). При достаточной влажности они обильно развиваются на них и разрушают не только клей, но при наличии такой азотистой подкормки также и самую древесину. Тоже нередко они портят книги в хранилищах, разрушая бумагу.

2. Сем. Sphaeriaceae. Сюда относятся преимущественно сапрофитные грибы с свободными перитециями, которые часто покрывают значительные участки субстрата в виде мельчайших черных крупинок. Главнейшим пред-

ставителем Sphaeriaceae можно считать Rosellinia, некоторые виды которой являются паразитами. Таковы R. necatrix — опасный паразит на корнях винограда и R. quercina—на корнях дуба. Последняя во время своей паразитной жизни на корнях не образует спороношений, а лишь после отмирания корня образует черные склероции и на них—конидиеносцы. Позднее на полуистлевших корнях развиваются черные перитеции.

3. **Сем. Ceratostomaceae.** Для этого семейства очень характерно строение перитециев. Они очень мелкие, черные и оттянуты на вершине в длиннейшую шейку, или хоботок, часто превышающий в несколько раз диаметр самого перитеция. Хотя вдоль шейки и проходит узкий канал, но активное разбрасывание через него аскоспор невозможно. Поэтому споры, освобождаясь при созревании вследствие разрушения сумковых оболочек, медленно выдвигаются затем разбухающей слизью из полости перитеция через канал шейки и скопляются в виде шапочки на ее вершине (рис. 185). Важнейший род этого семейства — Ceratostomella. Из паразитных видов его можно указать C. fimbriata, вызывающую гниение бататов, и C. ulmi на вязе. Этот последний вид вызывает широко распространенное в последние годы в Западной Европе явление массового отмирания вязов. Недавно оно обнаружено и у нас на запад от Киева и на Сев. Кавказе. Указанный грибок встречается главным образом в конидиальном спороношении в виде коремий, расширяющихся кверху и похожих на кисточку для бритья. Они называются Graphium (в данном случае G. ulmi). Еще большее значение имеют некоторые сапрофитные виды Ceratostomella: C. piceae, C. pini, C. coerulea. Они вызывают широко распространенное явление синевы хвойной древесины. Изменение цвета зависит в данном случае не от выделения грибом особого пигмента, а представляет чисто оптическое явление рассеяния световых лучей между бесцветными стенками клеток древесины и бурыми гифами гриба. Эти грибки синевы питаются главным образом содержимым клеток и, мало затрагивая клеточные стенки, не снижают значительно механических качеств древесины, однако рыночная ценность ее при этом значительно снижается, что ведет за собой миллионные убытки в нашем лесоэкспорте [1].



Рис. 185. Ceratostomella ulmi.

Имеющиеся данные по истории развития перитеция некоторых представителей Ceratostomella указывают на наличие здесь спирально закрученного архикарпа, но без антеридия. Можно поэтому думать, что дальнейшее развитие идет апогамно. Однако у некоторых видов (Ceratostomella ulmi, C. coerulea) установлен экспериментально гетероталлизм (биполярный). Такое как бы противоречие, возможно, разъясняется тем, что здесь имеет место гормональное действие одного пола на другой (см. стр. 55) или, может быть, тем, что архикарп в случае отсутствия антеридия дает выросты к соседним ветвям мицелия и сливается с ними, как у Fimetaria fimicola (см. стр. 274).

4. **Сем. Cucurbitariaceae.** Наиболее распространенный представитель — Cucurbitaria. Виды ее встречаются отчасти паразитно и главным образом сапрофитно на ветвях древесных растений. Под перидермой субстрата залагается плоская строма, а на ее поверхности тесным слоем образуются перитеции. При их дальнейшем развитии перидерма прорывается, и тесная группа перитециев выступает из разрыва в виде черной бляшки. Cucurbitaria caraganae очень обычна у нас на отмерших ветвях желтой акации.

5. **Сем. Amphisphaeriaceae.** Сюда относятся такие формы, у которых перитеции залагаются в глубине субстрата, но затем в значительной степени высовываются из него, или перитеции частично погружены в рыхлое сплетение мицелия. Сапрофиты, и иногда паразиты, часто с поверхностным

---

[1] Синева хвойной древесины вызывается также некоторыми другими видами из несовершенных грибов (Endoconidiophora, Hormonema, Discula и др.). По своему отношению к древесине они сходны с Ceratostomella.

темноокрашенным мицелием («астериноидный тип»). Pleosphaeria (Limacinia) citri часто образует «чернь» на листьях апельсинных и лимонных деревьев. На поверхности листа мицелий образует рыхлое войлочное сплетение, в котором полупогруженно развиваются перитеции с отверстием на верхушке (рис. 186).

6. Сем. Mycosphaerellaceae. Это обширное, содержащее значительно больше 1000 видов, семейство представлено главным образом паразитными формами. Для большинства типично, что в паразитных условиях образуются только конидиальные спороношения, а перитеции развиваются после зимовки в отмершей и полуразрушенной ткани. Характерным признаком семейства является то, что перитеции одиночные, без стромы, погруженные в субстрат (ткань растения) и высовывающиеся при созревании только своим устьем.

В качестве представителей необходимо упомянуть Mycosphaerella (около 1000 видов). Виды ее паразитируют на листьях различных растений, вызывая на них появление пятен. На живых листьях образуются только различные у разных видов конидиальные спороношения, а перитеции развиваются только на опавших и перезимовавших листьях. Парафиз между сумками у большинства не образуется. Аскоспоры двуклетные.

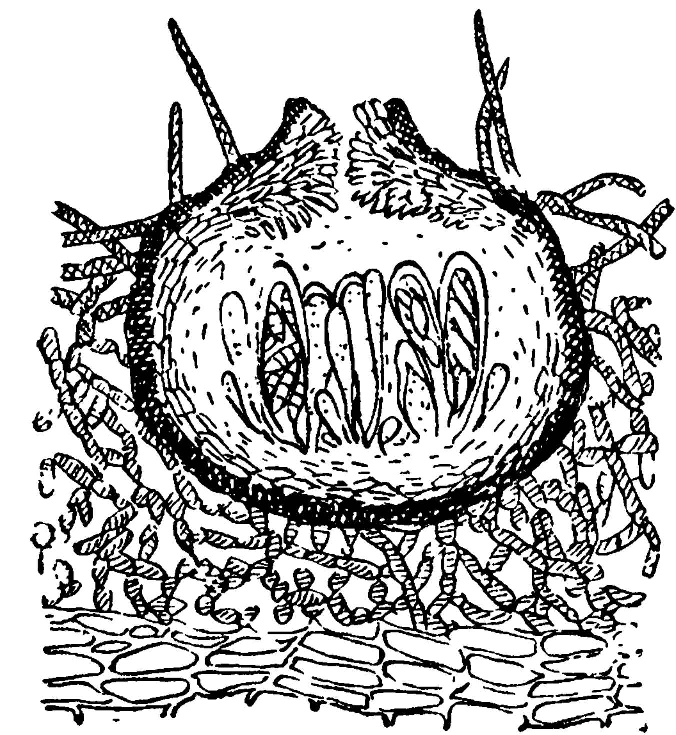


Рис. 186. Limacinia spongiosa, разрез через лист с войлочным поверхностным мицелием и отчасти погруженным в него перитецием.

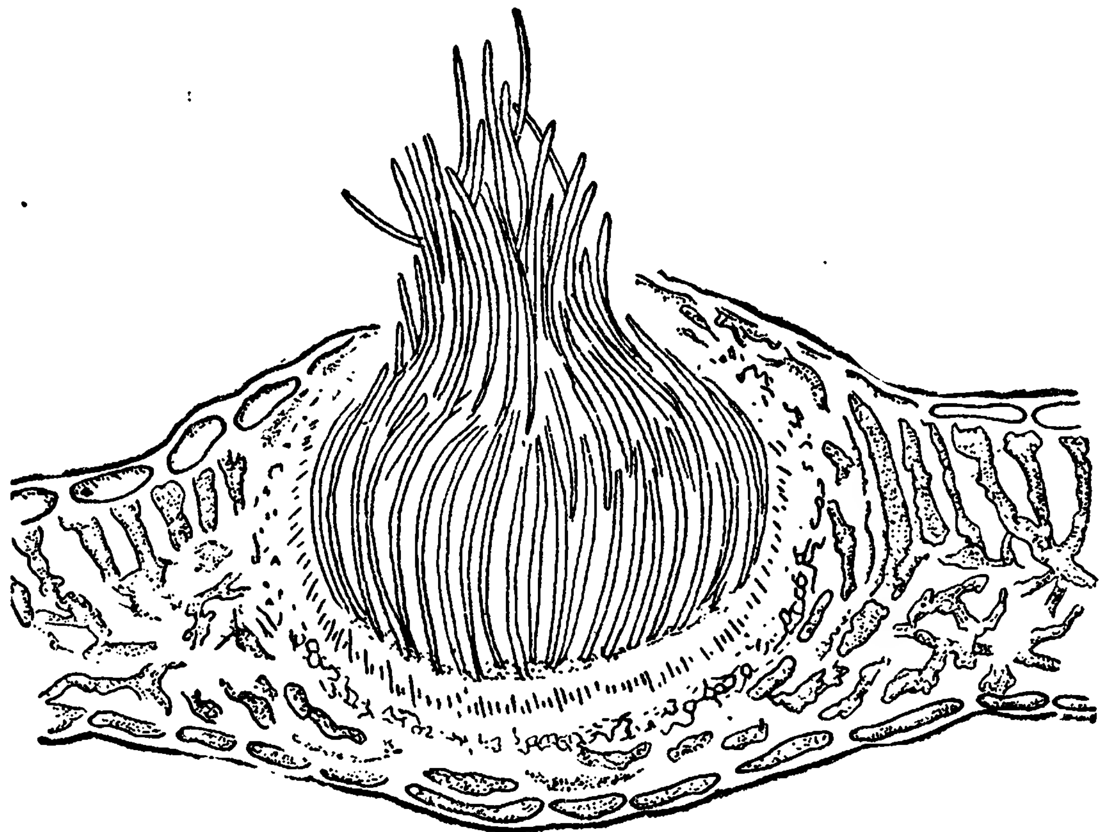
M. sentina — паразит на листьях груши. Конидиальная стадия — пикниды типа Septoria (S. piricola) (рис. 187). M. Fragariae — на листьях земляники. Конидиальная стадия — конидиеносцы типа Ramularia (R. Tulasnei).

Guignardia. Главный вид G. Bidwellii — паразит винограда, вызывающий распространенное заболевание его, известное под именем «blackrot» (черная гниль). Гриб, развиваясь на листьях и молодых побегах, дает рѐзко очерченные пятна отмершей ткани, на которых появляются черные пикниды, известные под именем Phoma uvicola. Попадая на ягоды, гриб вызывает их сморщивание и почернение (отсюда название «черная гниль»). На них также развиваются пикниды Ph. uvicola. На перезимовавших листьях и ягодах в полости бывших пикнид образуются сумки без парафиз между ними.

Venturia. Главные виды: V. inaequalis — паразит на яблонях и V. pirina — на грушах, вызывающие на листьях и плодах этих растений распространенное заболевание, известное под названием парши. Паразитный мицелий растет здесь субкутикулярно и развивает довольно тесным слоем конидиеносцы, прорывающие кутикулу. Это конидиальное состояние известно под именем Fusicladium и представляет, собственно, паршу в виде бархатистых пятен на листе или плоде с шелушащейся кутикулой (рис. 188, *1*). На плодах под грибком образуются слои пробки и после сбрасывания больной ткани вместе с грибком получаются серобурые пятна. Сумчатые спороношения развиваются только на опавшем листе. При этом мицелий проникает теперь во всю его толщу и в некоторых местах в глубине его образует клубочки — зачатки будущих перитециев. У Venturia inaequalis, изученной цитологически Killian (1917), внутри такого клубочка диференцируется архикарп в виде спирально закрученной более толстой гифы, сложенной из нескольких многоядерных клеток. Один конец ее выходит наружу и вытягивается в трихогину. Рядом из какой-нибудь соседней гифы развивается антеридий. Его верхняя многоядерная клетка дает боковые лопасти и охватывает ими верхнюю часть трихогины (рис. 189). Здесь между ними устанавливается сообщение, и мужские ядра, вероятно, переходят в трихогину, а оттуда через растворение поперечных стенок в нижнюю закрученную часть архикарпа. Подробности поведения клеточных ядер здесь не прослежены, но следующей весной из нескольких нижних клеток архикарпа развиваются аскоген-

ные гифы и на них сумки. Между ними расположены парафизы, отходящие от внутренних частей стенки перитеция [1].

7. Сем. Gnomoniaceae. Это семейство довольно близко к предыдущему. Отличается главным образом тем, что перитеции имеют заметный носик, высовывающийся из субстрата. Представителем может служить Gnomonia erythrostoma — паразит на листьях вишни (рис. 190). На живом листе образуются конидии (типа Gloeosporium), а перитеции развиваются только на следующий год (пораженные листья остаются здесь висеть на дереве). При заложении плодовых тел наблюдалось появление архикарпов с длинной трихогиной, высовывающейся иногда через устьице. Некоторые другие виды Gnomonia (например Gn. veneta на платанах и другие виды) отличаются обилием и разнообразием своих конидиальных спороношений (до семи различных конидиальных спороношений).



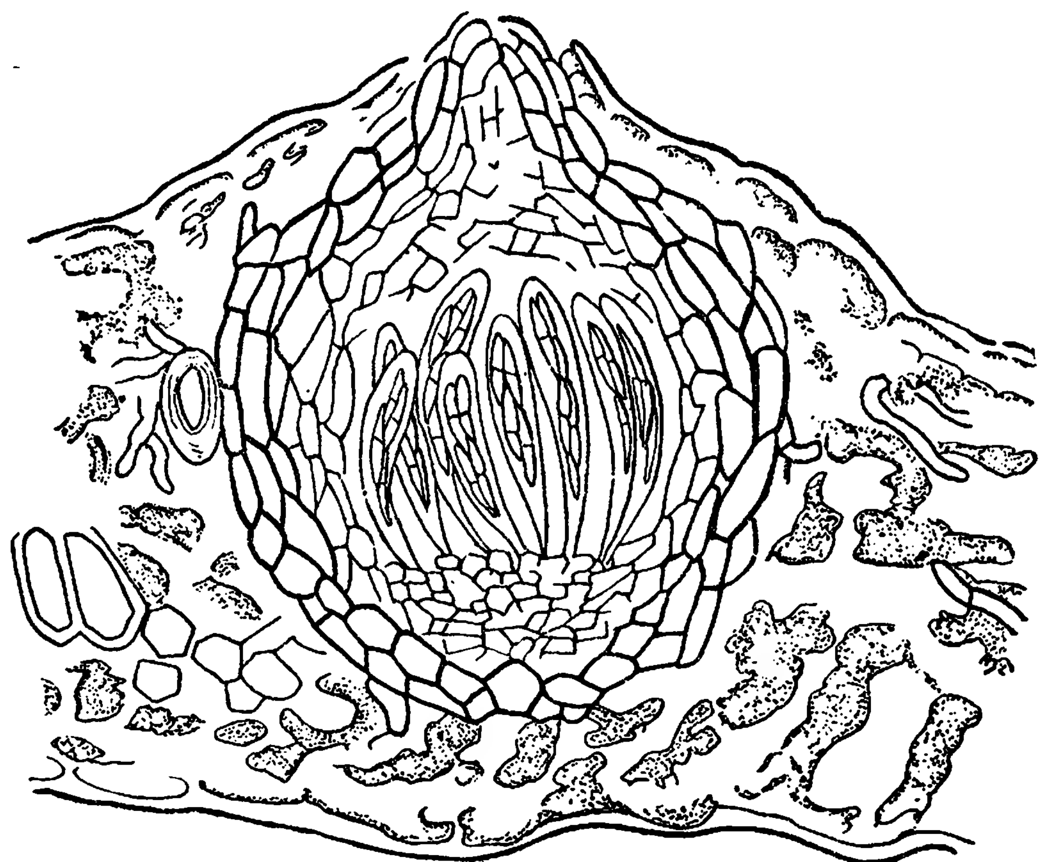


Рис. 187. Mycosphaerella sentina: *1* — пикнида (Septoria piricola); *2* — перитеций.

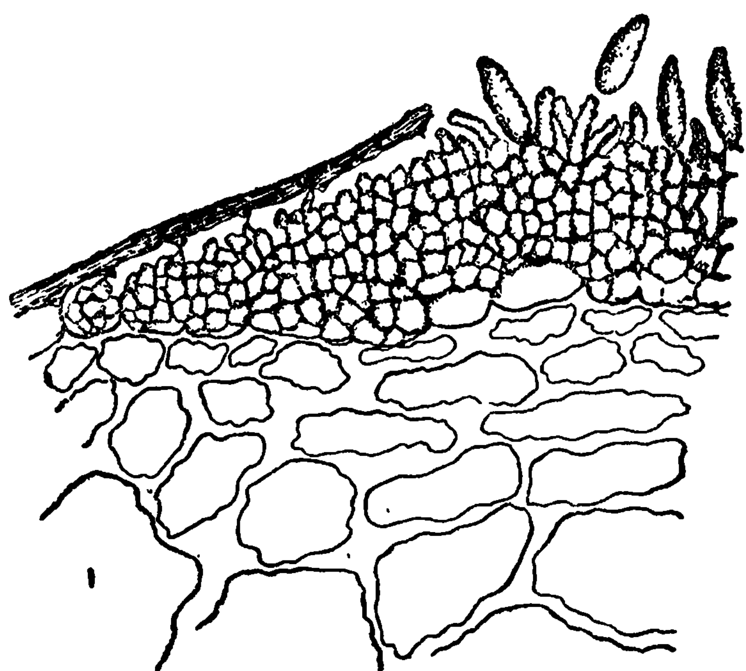
8. Сем. Valsaceae и **9. Сем. Diatrypaceae.** Эти два семейства характеризуются присутствием стромы, в которую погружены перитеции. Строма залагается внутри субстрата и выдвигается отчасти наружу, разрывая прикрывающий слой. Обыкновенно на ней сначала развиваются конидиальные спороношения и лишь позднее—перитеции. Большинство относящихся сюда форм — сапрофиты, весьма распространенные на мертвых древесных ветвях. Главнейшее отличие названных семейств заключается в том, что у Valsaceae строма образована отчасти и на счет ткани питающего растения, а у Diatrypaceae она есть чисто грибное образование. Далее, первые имеют обычно конидиальные спороношения в виде пикнид, а вторые чаще образуют плоские ложа конидиеносцев типа Melanconiales (см. Fungi imperfecti).

В качестве представителей Valsaceae можно взять следующих:

Valsa. Сюда относится больше сотни преимущественно сапрофитных видов. Строма залагается на мертвой ветви под перидермой и, прорывая затем ее, образует сначала пикниды, погруженные в верхнюю выпуклую часть стромы. Из их отверстия выступают длинные слизистые шнуры, содержащие пикноспоры. Они затвердевают в сухую погоду в роговую массу и расплываются затем при дожде (рис. 191, *1*). Позднее кругом пикниды залагаются перитеции, вполне погруженные в стромы, но иногда имеющие длинный носик, высовывающийся свободно (рис. 191, *2*). Близкий род Diaporthe (несколько сот видов) имеет в общем сходное строение и образ жизни. Отличается главным образом тем, что его аскоспоры не одноклетны, как у предыдущего рода, а двух- или четырехклетны.

[1] Парафизы — редкое исключение для этого семейства.

Сюда же относится Endothia parasitica—весьма важный паразит на каштанах и дубе. Его мицелий распространяется главным образом в камбии и вызывает в пораженном месте гипертрофию в виде утолщений стебля. Позднее на отмершей коре развиваются под перидермой стромы, приносящие большею частью по одной крупной пикниде. Она не имеет заранее образованного отверстия, и пикноспоры выступают из нее через разрыв верхней оболочки в виде слизистого шнура. Число их здесь достигает свыше 100 миллионов в одной пикниде. Затем верхняя часть стромы, несущая пикниду, разрушается, и в нижней части, выступающей к тому времени из разрыва перидермы, залагаются многочисленные перитеции с длинными, но погруженными в строму носиками (рис. 192).



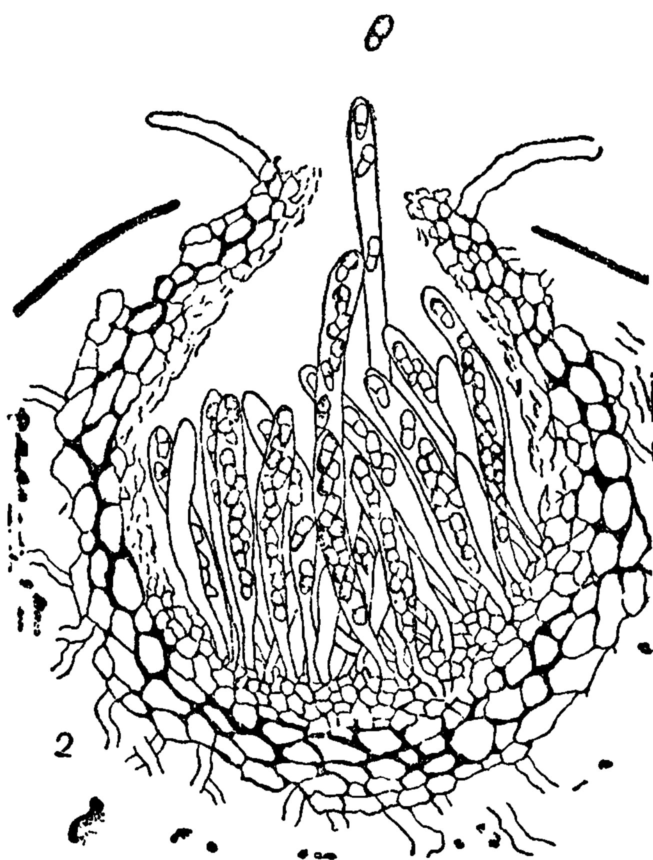


Рис. 188. Venturia inaequalis: *1* — конидиальная стадия (Fusicladium dendriticum), *2* — перитеций.

Намечаемое у Endothia разделение стромы на верхнюю и нижнюю части еще резче выражено у семейства Diatrypaceae (главный представитель Diatrype—до сотни видов). Здесь, однако, верхняя сосочкообразная часть стромы служит главным образом для прорыва перидермы, а конидии образуются кругом ее основания на плоском ложе. Позднее, после разрушения или отпадения верхней сосочковидной части стромы, в нижней части залагаются перитеции.

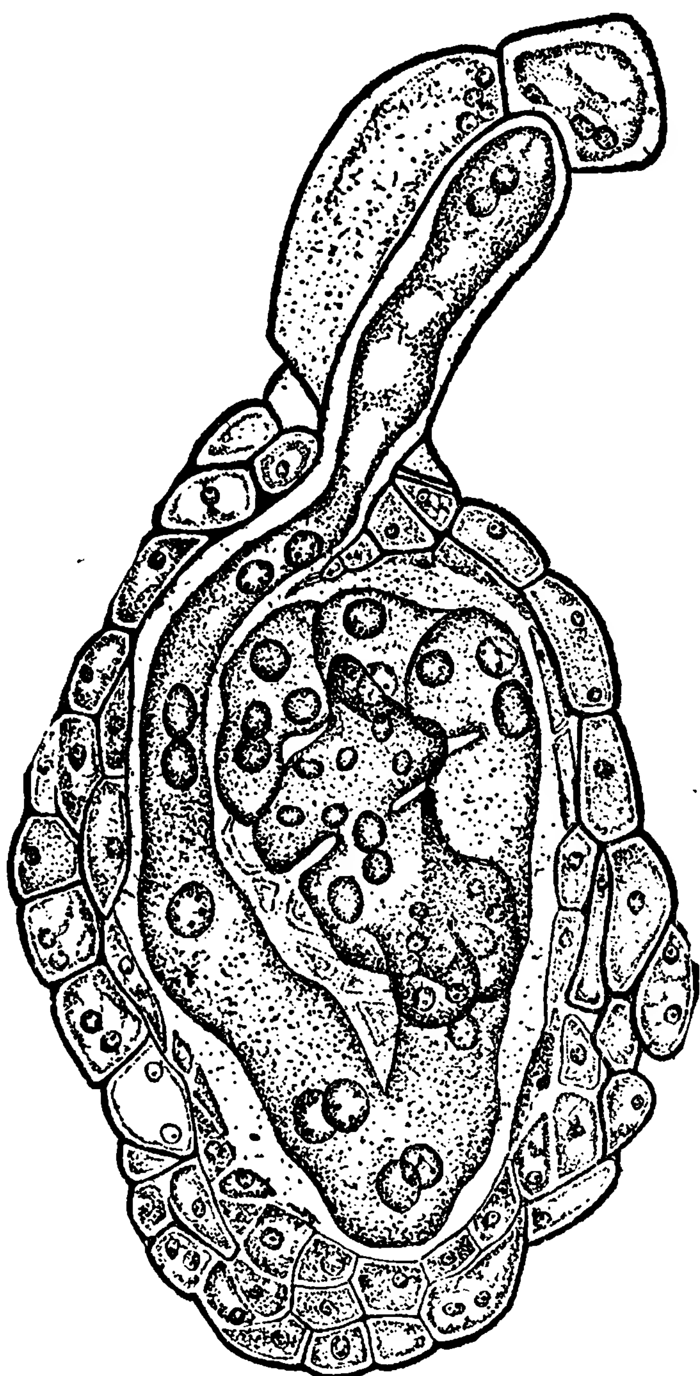


Рис. 189. Venturia inaequalis, зачаток перитеция; в середине закрученный архикарп с высовывающейся трихогиной, к ней сверху приложен антеридий.

10. Сем. Xylariaceae. Это семейство характеризуется поверхностной стромой, плоской, шаровидной или разветвленной, жесткой, углистой или у некоторых мясистой консистенции. Конидии образуются обычно слоем по всей ее поверхности (реже только на верхней части ее). Большинство—сапрофиты на мертвой древесине или ветвях древесных растений.

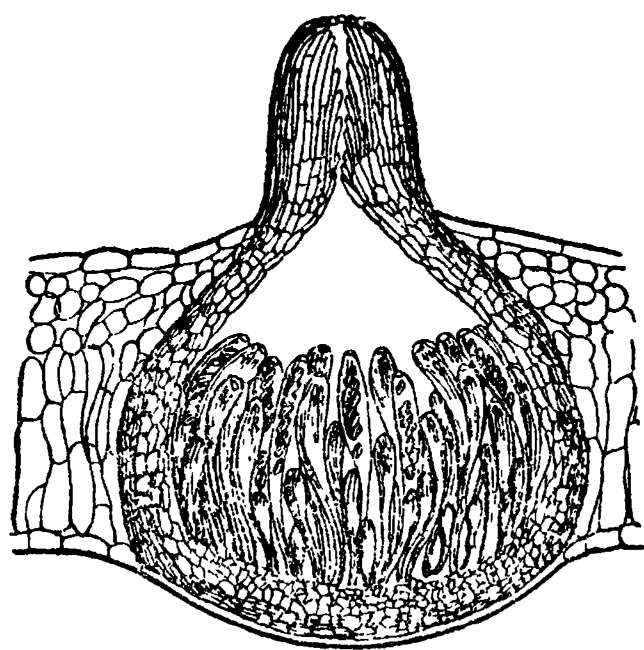


Рис. 190. Gnomonia erythrostoma, перитеций.

Главнейшие представители:

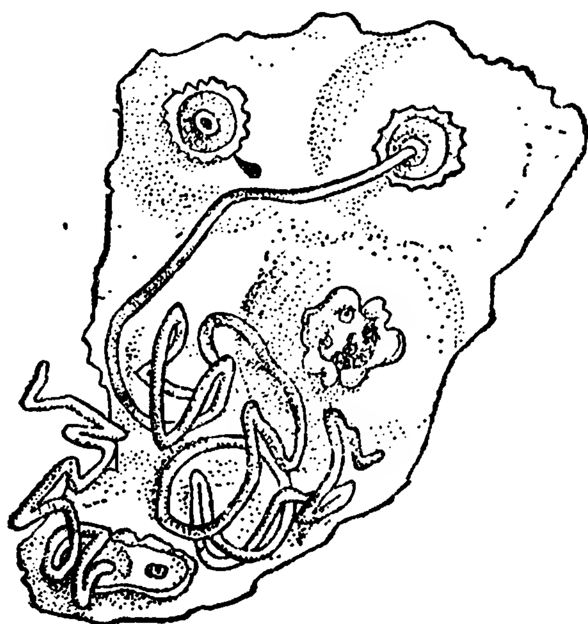
Hypoxylon (около 300 видов). Строма шаровидная, деревянистая. По ее поверхности расположены многочисленные перитеции (рис. 193, *1*). H. fuscum очень обычен на коре мертвых ветвей.

Daldinia (около 10 видов). Близка к предыдущему роду, но отличается тем,

что строма здесь углистой ломкой консистенции и имеет слоистое строение. У довольно обычной у нас. D. concentrica шаровидные стромы имеют до 6 *см* в диаметре.

Xylaria (около 300 видов) имеет главным образом тропическое распространение. Строма, поднимающаяся от субстрата, булавовидная или разветвленная. Внутренняя часть ее светлая, более или менее войлочная, а поверхност-





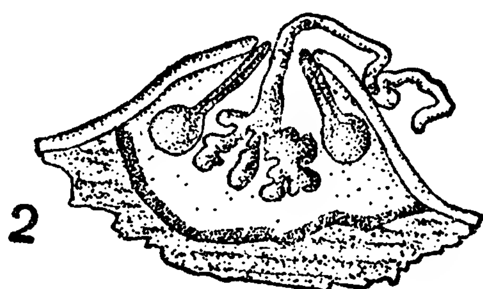


Рис. 191. Valsa nivea: *1* — вид с поверхности, затвердевшие шнуры пикноспор, *2* — разрез через строму, посредине — пикнида, по бокам перитеции.

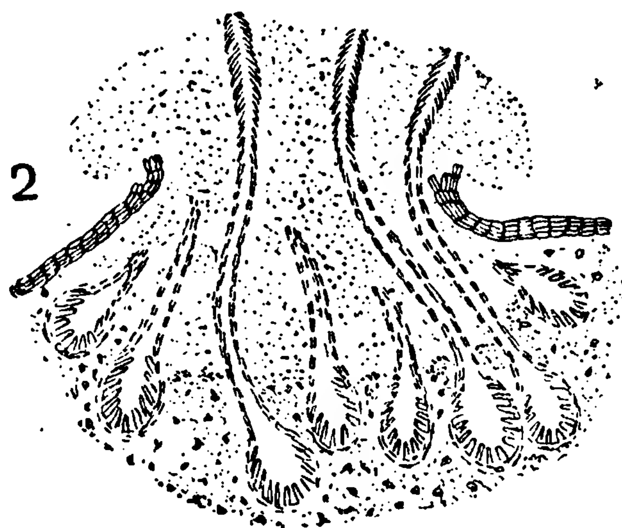
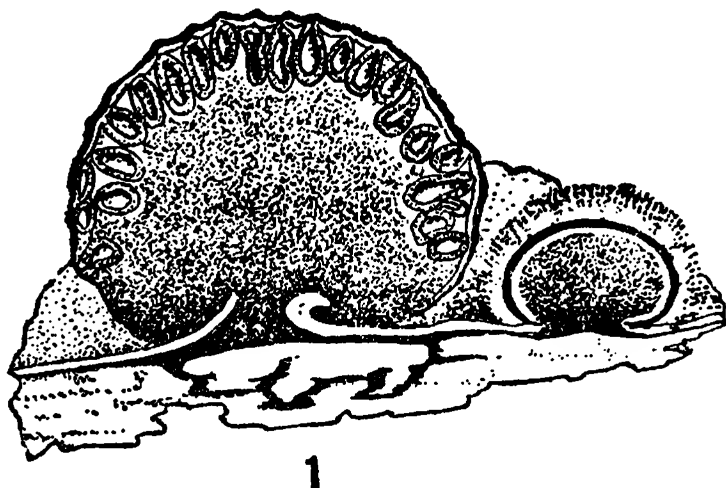


Рис. 192. Endothia parasitica: *1* — пикнида, *2* — перитеции.

ная — темная, псевдопаренхиматическая. Перитеции занимают только верхнюю часть ее, а нижняя (ножка) остается стерильной. У нас: X. polymorpha с булавовидной стромой, X. hypoxylon со стромой, разветвленной на манер оленьих рогов (рис. 193, *2*).

Poronia отличается тем, что строма на



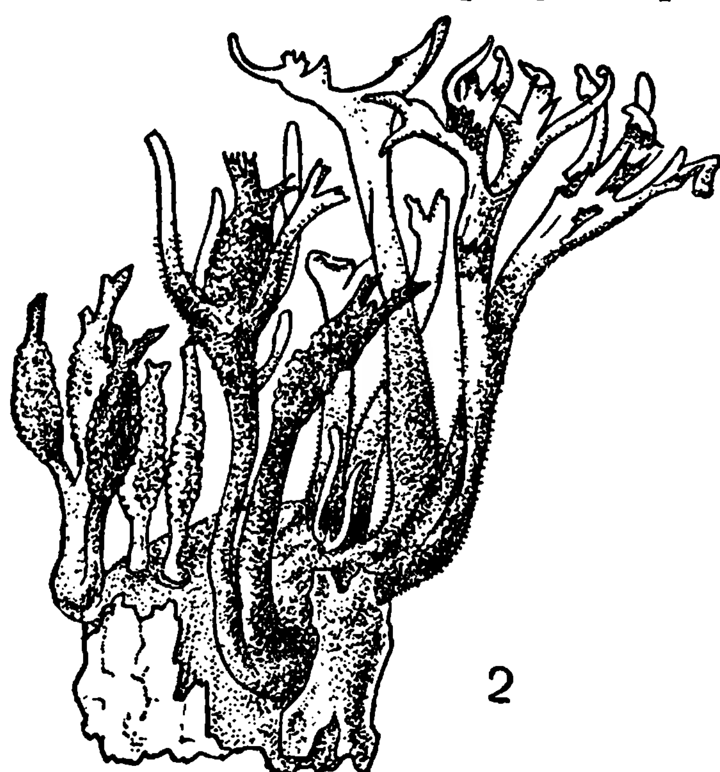


Рис. 193. *1* — Hypoxylon coccineum, разрез двух стром: правая с конидиями, левая — с перитециями; *2* — Xylaria hypoxylon, стромы.

вершине расширена дисковидно и несет перитеции только на верхней стороне. P. punctata — на старом конском навозе.

ЛИТЕРАТУРА К SPHAERIALES

Ames, 1932. A hermaphroditic selfsteril but crossfertil condition in Pleurage anserina, Bul. Torrey bot. Cl., v. 59; Arnaud, 1918. Les Astérinées, Thèse, Paris..

Buisman, 1932. Ceratostomella ulmi de geschlachtelijke Vorm. van Graphium ulmi. Tjidschr. over Plantenziekten, v. 38.

Chivers, 1915. A monograph of the Genera Chaetomium etc., Mem. Torrey bot. Club, v. 14.

Dangeard P. A., 1907. L'origine du perithèce, Le Botaniste. v. 10; Dengler, 1937. Entwicklungsgeschichtl. Untersuch. an Sordaria macrospora n. sp., Jahrb. f. wiss Bot., Bd. 84.

Dodge R. O., 1927. The nuclear phenomena associated with heterothallism and homothallism in Neurospora. Journ. Agr. Res., v. 35.

Dowding, 1931. The sexuality of the normal, giant and dwarf spores of Pleurage anserina. Ann. Bot., v. 45.

Fitzpatrick, 1920. A monograph of the Coryneliaceae. Mycologia, 12.

Greis, 1937. Entwicklungsgeschichte von Sordaria fimicola. Bot. Arch., 38.
Griffiths and Seaver, 1910. Fimetariaceae. North. Amer. Flora, v. 3.
Higgins, 1920. Morphology and life history of some Ascomycetes with special reference to the presence and function of spermatia. Amer. Journ. of Bot., v. 7.
Hüttig, 1935. Die Sexualität von Glomerella lycopersici und ihre Vererbung. Biol. Zbl., Bd. 54.
Ingold, 1933. Spore discharge in the Ascomycetes, I Pyrenomycetes. New Phytol., v. 32;
Jaczewski, A., 1894. Essai de classification des Pyrenomycètes. Bull. Soc. myc. Fr.; v. 10.
Killian K., 1917. U. Sexualität von Venturia inaequalis. Zschr. Bot., B. 9.
Klebahn, 1918. Haupt- und Nebenfruchtformen der Ascomyceten. Berlin.
Lewis, 1911. Development of the spores in Pleurage zygospora. Bot. Gaz., v. 51.
Likhite, 1926. Recherches sur le développement et la biologie des quelques Ascomycètes. Rev. gen. Bot., v. 39.
Lupo, 1922. Stroma and formation of perithecia in Hypoxylon. Bot. Gaz., v. 73.
Miller, 1928. Biologic studies in the Sphaeriales. Mycologia, v. 20.
Mittmann, 1933. Kulturversuche mit Einsporstammen und zytologische Untersuchungen in der Gattung Ceratostomella. Jahrb. wiss., Bot., Bd. 77.
Moreau M-me, 1930. Le développement du perithèce chez quelques Ascomycètes, Rev. gen. bot., v. 42.
Moruzi, 1932. Recherches cytol. et experiment. sur la formation des perithèces chez les Ascomycetes.. Rev. gen. Bot., v. 44.
Потебня, 1897, 1907, 1910. 1) К истории развития некоторых аскомицетов; 2) Микологич. очерки, 3) Материалы к микологич. флоре Курской и Харьковской губ. Труды Общ. Испытателей Природы при Харьковском у-те, т. 11, 12, 13.
Satina S., 1916. Studies in the development of certain species of the Sordariaceae. Bull. Soc. Nat. Moscou.
Theissen und Sydow, 1917. Synoptische Tafeln, Ann. mycolog., v. 15.
Weimer, 1920. Some observation on the spore discharge in Pleurage curvicola. Amer. Journ. Bot., v. 7.
Wehmeyer, 1926. A biologic and phylogenetic study of the stromatic Sphaeriales. Amer. Journ. Bot., v. 13.

7. ПОРЯДОК DOTHIDEALES

К этой группе относится около 400 видов, преимущественно паразитов на листьях и стеблях растений, реже сапрофитов. Для всех характерно то, что перитеции погружены в ткань темно окрашенных стром и не имеют собственной оболочки, подобно тому, что среди Hypocreales было отмечено в группе Clavicipitatae. Dothideales преимущественно тропическая группа, однако, и в нашей флоре известно небольшое число представителей ее. Они отличаются главным образом по характеру стром: у Phyllachora она плоская и погруженная в субстрат, а у других (Dothidea и Dothidella) стромы также залагаются внутри субстрата, но при созревании высовываются из него, иногда образуя даже короткую ножку. Phyllachora graminis — на листьях разных злаков. Phyllachora trifolii — на листьях клевера. Dothidea ribesia—на стеблях смородины. Dothidella

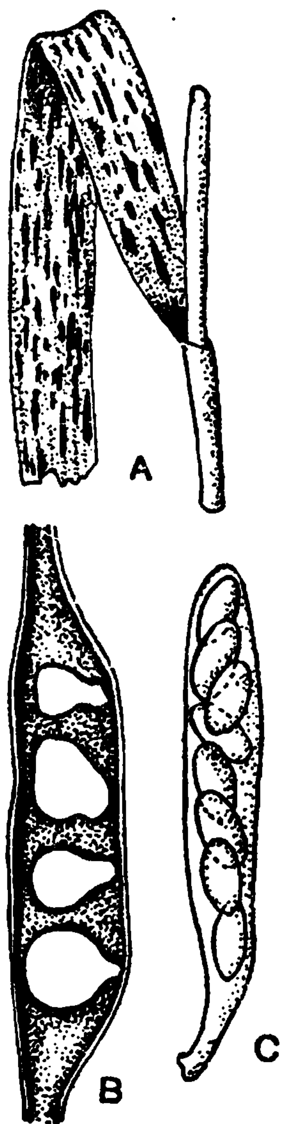


Рис. 194. Phyllachora graminis: *A* — пораженный лист злака, *B* — разрез через строму с полостями перитециев, *C* — сумка.

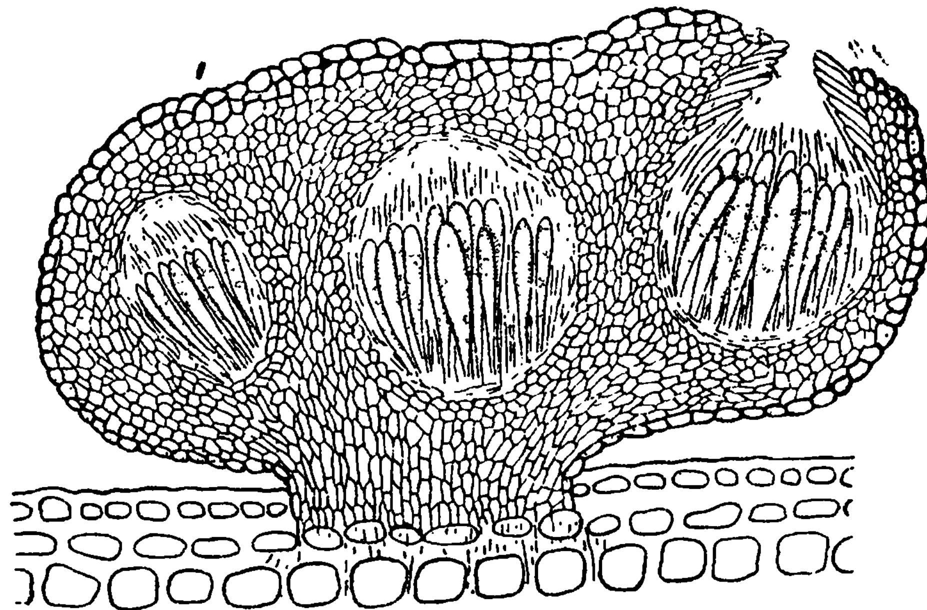


Рис. 195. Dothidella derridis, разрез через строму с тремя перитециями.

betulae — на листьях березы. Diachora onobrychidis интересна расположением сумок в перитеции: не параллельным пучком, а экваториальным кольцом. Большого практического значения эти паразиты не имеют.

Группа Dothideales изучена далеко не достаточно. Поэтому ее границы и родственные отношения остаются не совсем ясными. Возможно предполагать наличие связей с одной стороны с Sphaeriales, а с другой — с Myriangiaceae из Plectascales.

ЛИТЕРАТУРА К DOTHIDEALES

Killian, 1920. Le developpement du Dothidella ulmi. Rev. gen. Bot, v. 32.
Orton, 1924. Studies in the morphology of the Ascomycetes. Mycologia, v. 16.
Theissen und Sydow, 1914. Die Dothideales. Ann. mycolog. v. 13.

8. ПОРЯДОК HEMISPHAERIALES

Недавно выделенная группа Hemisphaeriales охватывает несколько сот преимущественно тропических форм, поселяющихся на листьях в качестве паразитов и иногда сапрофитов. Раньше относимые сюда формы распределялись отчасти среди Sphaeriales и отчасти среди Perisporiales. Наиболее характерной чертой Hemisphaeriales нужно счесть строение сумчатого плодового тела в виде приплюснутого образования, прикрытого сверху особым диском из темных кутинизированных клеток. Под ним сумки располагаются или вертикально в виде гимения, или прижатые диском, — горизонтально (рис. 196). При созревании их посредине диска образуется отверстие вследствие местного растворения его ткани или вследствие отпадения находящейся сосочкообразной выпуклины.

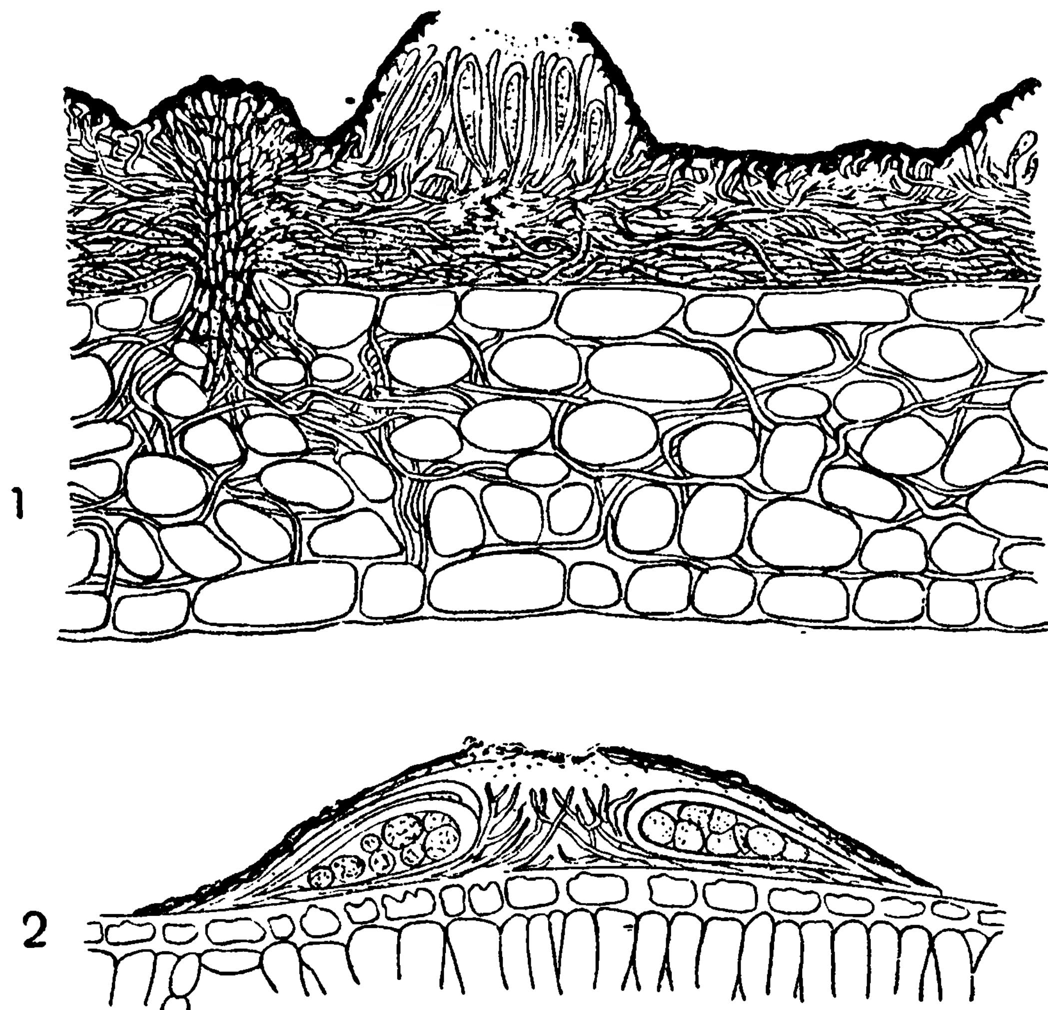


Рис. 196. *1* — Hysterostomella discoidea, разрез через лист с эндофитным и эктофитным мицелием (стромой) и перитецием, *2* — Asterinella, разрез через плодовое тело на листе.

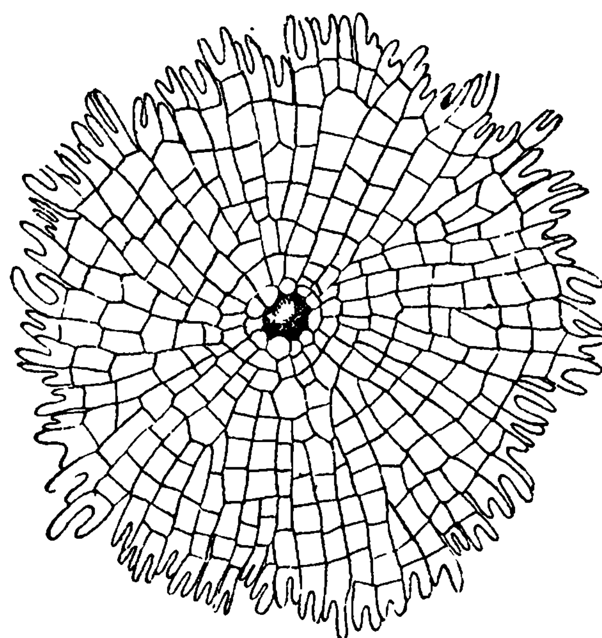


Рис. 197. Microthyrium microscopicum. Перитеций сверху; по середине отверстие в прикрывающем щитке.

Сюда относится, во-первых, ряд тропических форм с ясно выраженным астериноидным типом мицелия. У Hysterostomella развивается эндофитный паразитный мицелий в ткани листа, а от него через устьица гифы выходят наружу и здесь сплетаются на поверхности эпидермиса в темную войлочную ткань, которую можно назвать стромой. На ней уже образуются плодовые тела, покрытые упомянутым выше диском. Сумки под ним расположены вертикально гимением (рис. 196, *1*). У также тропических Asterina, Asterinella и других астериноидный тип выражен еще совершеннее. Здесь имеется и эндофитный паразитирующий мицелий с бесцветными оболочками, и наружный темноокрашенный. Этот последний стелется на поверхности эпидермиса, прикрепляясь к нему особыми отростками, подобно тому, как это уже было отмечено для некоторых Perisporiaceae (рис. 177). Таким образом

развивается «чернь» на поверхности листа. На этом наружном мицелии образуются сумчатые плодовые тела, прикрытые каждое круглым, черным, радиально построенным диском. Сумки под ним часто приплюснуты и лежат горизонтальными вершинами к центру (рис. 196, *2*). Через отверстие, образующееся в центре диска, аскоспоры выходят наружу. У Mycrothyrium и многих других имеется такое же в общем строение плодового тела, но наружный мицелий здесь развит мало и ко времени созревания более или менее исчезает. Сумки под диском здесь лежат также более или менее горизонтально, даже пригибаясь вниз к субстрату (рис. 197).

Hemisphaeriales представляют переход к дискомицетам, что особенно сказывается в расположении у них сумок настоящим гимением. С другой стороны, астериноидный тип их мицелия, темный цвет и позднее открывание плодового тела показывают на известное сходство со Sphaeriales и Perisporiaceae, куда также относится ряд астериноидных форм. Однако за недостаточной изученностью нельзя быть уверенным в том, что вся эта группа представляет нечто единое, а не объединение только по внешности и образу жизни сходных форм.

ЛИТЕРАТУРА К HEMISPHAERIALES.

1. Arnaud G., 1918. Les Asterinées.
2. Killian K., 1922. Le développement du Stigmatea Robertiani, Rev. gen. Bot., v. 34.
3. Klebahn H., 1918. Haupt- und Nebenfruchtformen der Ascomyceten.
4. Theissen und Sydow, 1917. Synoptische Tafeln. Ann. mycol. v. 15.

9. ПОРЯДОК LABOULBENIALES

Laboulbeniales известно более 600 видов, распространенных преимущественно в тропиках; лишь немногие из них изредка встречаются в Европе. Все они живут в качестве экзофитных паразитов на насекомых (преимущественно на жесткокрылых) и по своему строению представляют наиболее своеобразную и уклоняющуюся группу среди аскомицетов. Во-первых, большинство их совершенно не развивает мицелия, и единственным органом питания является у них маленькая коническая клетка, которая внедряется в толщу хитинового покрова насекомого, но не достигает его внутренних частей. Однако у некоторых видов органы питания проникают сквозь хитиновый покров и дают на конце лопастные выросты в виде ризоидов. Наконец, у немногих (например у Arthrorhynchus) развиваются длинные ветвящиеся нитевидные ризоиды, более или менее глубоко проникающие в мягкие части насекомого (рис. 198).

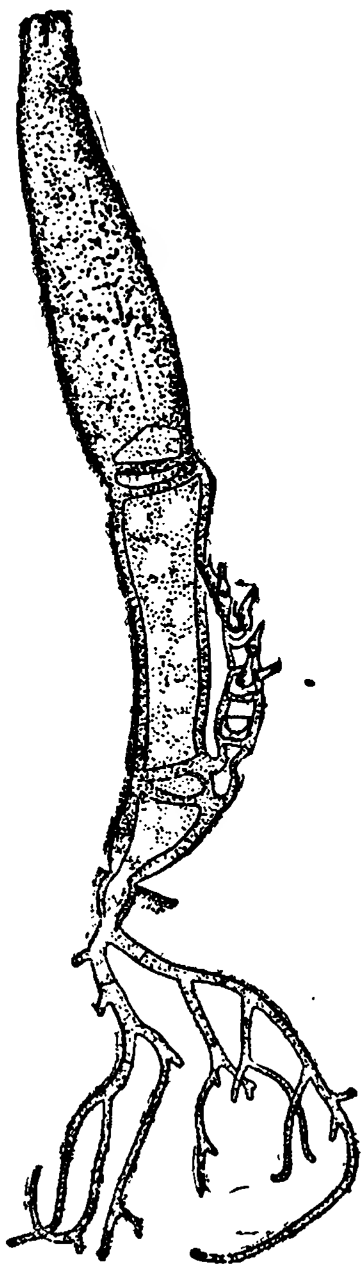


Рис. 198. Arthrorhynchus ciclopodiae—целое растение с мощными гаусториями.

Второй весьма своеобразной чертой Laboulbeniales является то, что их тело, называемое здесь receptaculum, образовано настоящей тканью, происходящей в результате деления клеток в поперечном и продольном направлениях. Развивающиеся на нем органы размножения также представляют много своеобразного, хотя и заканчивают свое развитие более или менее нормально построенными асками.

Чтобы составить более ясное представление об имеющемся здесь своеобразии, разберем реальный пример и возьмем в качестве такового Stigmatomyces Baeri, паразитирующий на комнатной мухе и встречающийся в Европе. Как у всех почти Laboulbeniales, аскоспоры Stigmatomyces веретеновидные и состоят в зрелом состоянии из двух одноядерных клеток: одной более длинной — базальной и другой более короткой — апикальной. Попав на муху, аскоспора прорастает, причем прежде всего внизу базальная клетка отделяет коротенькую коническую клетку-ножку,

внедряющуюся в хитиновый покров насекомого. Затем из апикальной клетки развивается так называемый аппендикс в виде согнутой нити, состоящей из десятка приблизительно клеток, из коих половина превращается в антеридии, представляющие конические клетки с оттянутыми в сторону концами. Оболочка их здесь разрушается и протопласт антеридиев повторно отделяет мельчайшие круглые тельца, выпадающие через отверстие в оболочке (рис. 199, *3*). Эти тельца называются спермациями, так как им приписывается половая функция. По способу образования они напоминают эндоконидии у некоторых других грибов (например у Thielavia; см. стр. 35).

Одновременно с указанным развитием апикальной клетки аскоспоры происходит рост и деление в базальной. В результате на ней образуется короткая боковая ветвь, развивающаяся в зачаток перитеция (рис. 199, *3*, *4*). Осевая часть его представлена архикарпом или прокарпом, состоящим из трех клеток, расположенных в вертикальный ряд. Из них верхняя, нитевидно вытянутая, называется трихогиной, средняя—трихофорной клеткой, а нижняя—карпогенной. Лежащие ниже их клетки получают ряд поперечных и продольных делений и, разрастаясь, образуют оболочку перитеция, охватывающую архикарп снизу до основания трихогины (рис. 199, *4*). Эта оболочка сначала однослойная, затем делается двухслойной вследствие появления в ее клетках продольных тангентальных перегородок (рис. 199, *5*). При своем росте

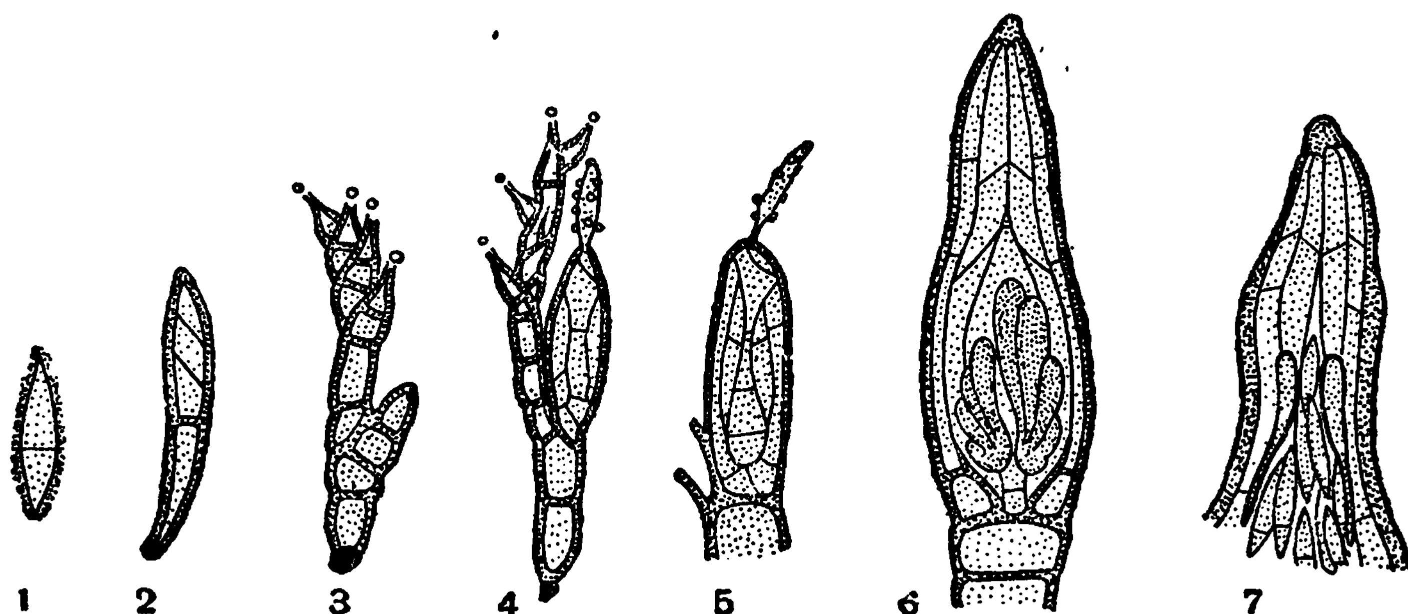


Рис. 199. Stigmatomyces Baeri. *1*—*7* — последовательные стадии развития, в *7* — верхняя часть перитеция с аскоспорами.

зачаток перитеция сдвигает в сторону антеридиальный appendix и, будучи по происхождению боковым образованием, занимает в дальнейшем верхушечное положение. Та часть, развившаяся из базальной клетки, которая лежит ниже его, представляет собственно вегетативное тело гриба, называемое здесь receptaculum. В данном случае она состоит из двух вытянутых клеток, лежащих друг за другом (и третьей ножки, погруженной в субстрат). Дальнейшее развитие перитеция, как предполагают, происходит в результате оплодотворения спермациями трихогины. Как бы то ни было, в дальнейшем трихогина и трихофорная клетка отмирают, а карпогенная клетка делится поперечными перегородками на три. Из них средняя клетка, отделив вниз еще одну, дальше не развивающуюся, сама делится продольно на четыре аскогенные клетки. Каждая из них последовательно дает вверх несколько булавовидных выростов, которые и развиваются в сумки. В этих последних образуется только четыре аскоспоры. По созревании они выпадают через отверстие на верхушке перитеция (рис. 199, *6* и 7).

Другие Laboulbeniales отличаются рядом черт от разобранного нами примера. Выше было уже указано на различие органов прикрепления. Receptaculum у некоторых также состоит из 2—3 в ряд расположенных клеток, у других же он развит значительно сильнее. Например, у Rickia он сложен из нескольких десятков и даже сотен клеток, расположенных тремя продольными рядами (рис. 200, *1*). У Rickia dichotoma он еще при этом ветвится, и его плоские ветви стелются по субстрату. Наибольшего развития receptaculum достигает у Zodiomyces, представляя здесь довольно массивное

обратно коническое тело с массой нитевидных придатков на вершине (рис. 200, *2*). Далее, неодинаково число аппендиксов. Кроме первичного (верхушечного по происхождению) аппендикса, развиваются еще вторичные, причем некоторые из них могут также нести антеридии, а другие оставаться стерильными (Rhachomyces, Zodiomyces и др.). Также наблюдается увеличение числа перитециев (Dichomyces, Zodiomyces и др.). Самое строение перитециев остается довольно постоянным. Только трихогина — чаще ветвящаяся и у большинства даже многоклетная. Также неодинаково и число образующихся аскогенных клеток, например у Laboulbenia их две, у Amorphomyces — только одна, а у Polyascomyces — 32.

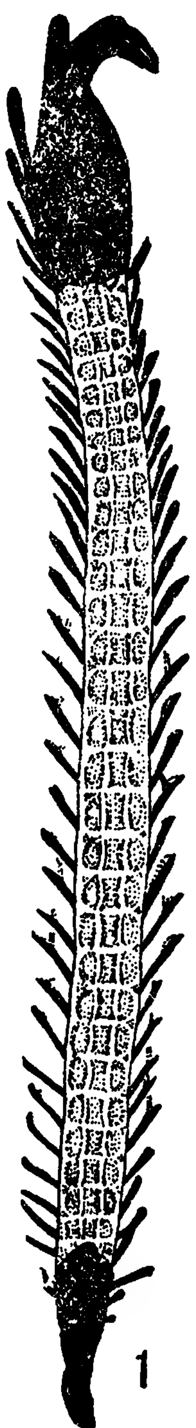
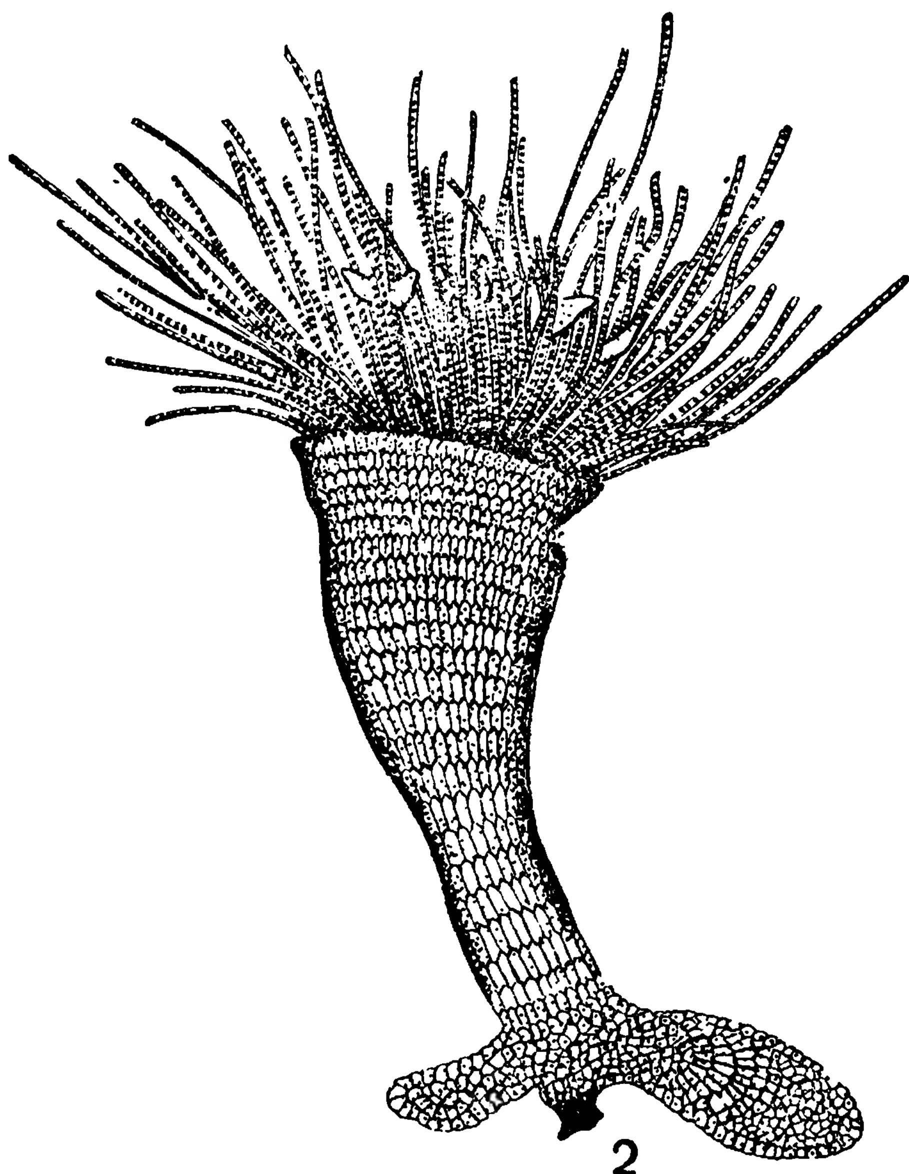



Рис. 200. *1* — Rickia admirabilis, *2* — Zodiomyces vorticellarius.

Наиболее постоянные различия наблюдаются в строении антеридиев. У многих родов они, как и у Stigmatomyces, одиночные, с эндогенным образованием спермациев. Такие формы объединяются в семействе Laboulbeniaceae (рис. 201, *1*). У других такие же антеридиальные клетки соединяются в сложные антеридии, состоящие из нескольких клеток, отделяющих свои эндогенные спермации в общую коническую полость с узким отверстием на вершине. Эта полость по происхождению представляет конечную клетку такого сложного антеридия, рано теряющую собственное содержимое. Формы со сложными антеридиями объединяются в семейство Peyritschiellaceae (рис. 201, *2*). Наконец, у третьей группы, объединяемой в семейство Ceratomycetaceae, спермации образуются экзогенно как конидии в качестве выростов несущих их клеток. В соответствии с этим они с самого начала одеты оболочкой и имеют часто цилиндрическую форму (рис. 201, *3*).

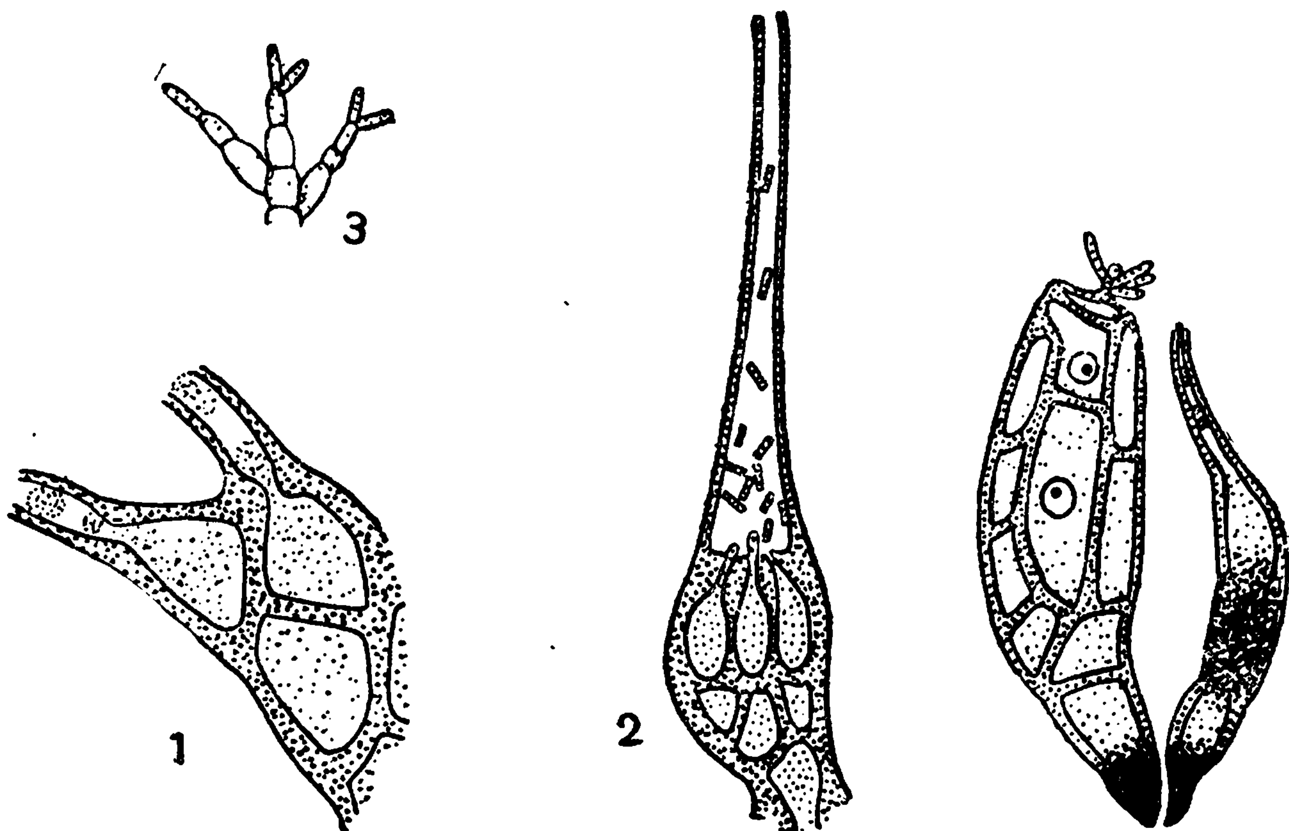


Рис. 201. Антеридии: *1* — Stigmatomyces (сем. Laboulbeniaceae); *2* — сложный антеридий Dimeromyces (сем. Peyritschiellaceae); *3* — экзогенные спермации Zodiomyces (сем. Ceratomycetaceae).

Рис. 202. Amorphomyces falagriae, мужской (справа) и женский (слева) экземпляры.

Большинство изученных в этом отношении Laboulbeniales — обоеполы, т. е. несут, как разобранный нами Stigmatomyces, на одном рецептакуле и перитеции и антеридиальные аппендиксы. Однако установлено около десятка раздельнополых родов (Amorphomyces, Dioecomyces и др.) (рис. 202). У них имеются двух сортов экземпляры: женские, несущие только перитеции, — более крупные и

мужские только с антеридиями — более мелкие. Интересно, что этот половой диморфизм намечается иногда уже в спорах, которых содержится в сумке две более крупных (женских) и две более мелких (мужских) (например у Dioecomyces). Такие споры соединяются слизистой оберткой попарно, крупная и мелкая, и выпадают вместе, прорастая затем в рядом сидящие женское и мужское растения.

Цитология Laboulbeniales. Цитологически Laboulbeniales изучены далеко не достаточно. Имеются более или менее подробные данные только относительно двух видов Laboulbenia (Faull, 1912). Все клетки здесь одноядерны. Архикарп, как полагается, состоит из карпогенной и трихофорной клетки и трихогины. Последняя — ветвящаяся, многоклетная (рис. 203, 1). Антеридиев здесь не развивается совсем, и дальнейшее развитие перитеция идет апогамно. При этом ядра карпогенной и трихофорной клетки делятся, а сами клетки вследствие растворения перегородки между ними сливаются в одну четырехъядерную клетку (рис. 203, *2*, *3*). От нее затем сверху и снизу отделяется по одноядерной клетке, и в середине остается клетка с двумя ядрами (вероятно, карпогенным и трихофорным). Эта последняя еще раз делится на две двуядерные клетки, и верхняя из них разделяется затем продольно на две двуядерные аскогенные клетки (рис. 203, *5*). Они последовательно образуют выросты—будущие сумки, в которые переходит по паре ядер (после деления двух первоначальных в аскогенной клетке), и здесь сливаются в одно (рис. 203, *6*). Копуляционное ядро делится затем трижды, и из 8 образовавшихся ядер 4 дегенерируют, а около 4 нормальным образом формируются аскоспоры, делающиеся позднее двуклетными (рис. 203, *7*—*9*). Так происходит развитие у лишенных антеридиев апогамных Laboulbeniales. Как оно идет у тех, которые имеют антеридии, неизвестно. По существу здесь нигде не доказана половая функция спермациев. Однако она весьма вероятна, по крайней мере для некоторых случаев. В пользу такого предположения говорит не только самое строение архикарпа и спермациев и наблюдавшееся прилипание последних к трихогине, но и те приспособления, которые у раздельнополых форм обеспечивают их близкое расположение (см. Amorphomyces, рис. 202). Надо думать, что здесь оплодотворение происходит таким образом, что ядро спермация переходит в трихогину и через нее и трихофорную клетку достигает карпогенной, ассоциируясь здесь с ее ядром в первый дикарион.

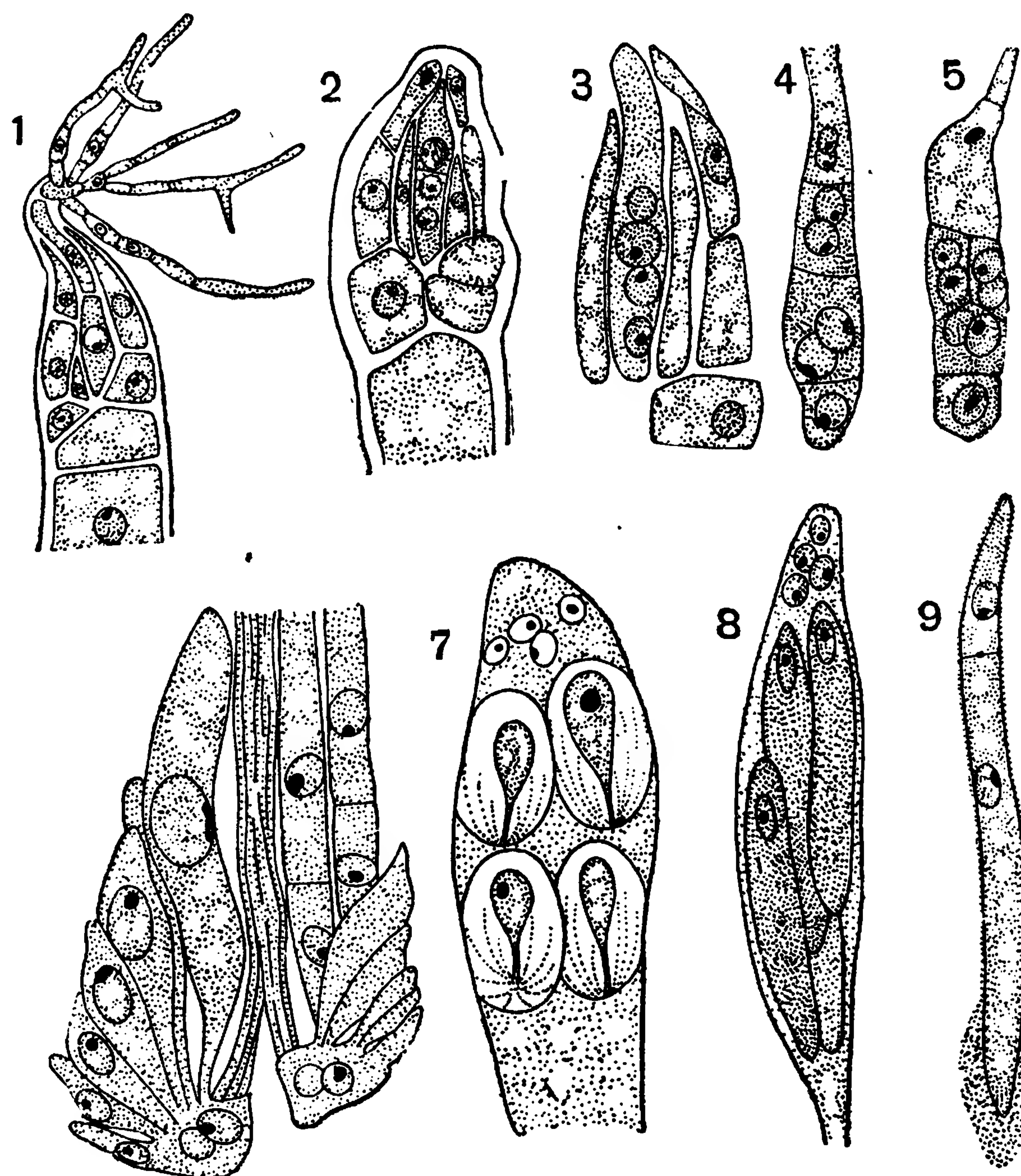


Рис. 203. Развитие сумок Laboulbenia gyrinidarum: *1* — архикарп; трихогина ветвящаяся, многоклетная; *2* и *3* — слияние трихофорной и карпогенной клеток; *4* — выделение двух средних двуядерных клеток; *5* — верхняя из них разделилась на две рядом лежащие аскогенные клетки; *6* — каждая аскогенная клетка дает выросты (сумки); *7* — заложение четырех аскоспор около 4 ядер; *8* — более развитые аскоспоры в сумке, *9* — зрелая двуклетная аскоспора.

ЛИТЕРАТУРА К LABOULBENIALES

Atkinson, 1915. Phylogeny and relationships in the Ascomycetes. Ann. Missouri bot. garden, v. 2.
Bessey, 1935. A text-book of Mycology. Philadelfia.
Cèpède, 1913. Etude des Laboulbeniacées européennes. Archives de parasitol., v. 16.
Dodge R. O., 1914. Morphological relationship of the Florideae and the Ascomycetes. Bull. Torrey Bot. Club, v. 41.
Faull I. H., 1912. The Cytology of Laboulbenia chaetophora. Ann. Bot., v. 26.
Faull, 1911. The cytology of the Laboulbeniales. Ann. Bot., v. 25.
Picard, 1913. Contribution à l'étude des Laboulbeniacées d'Europe. Bull. Soc. mycol. France, v. 29.
Thaxter R., 1896—1926. Contribution towards a Monograph of the Laboulbeniaceae I, II, III, IV. Mem. Amer. Ac. Arts and Sci., v. 12—15.

ЭВОЛЮЦИЯ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ПОРЯДКОВ ПИРЕНОМИЦЕТОВ

Как уже было указано выше (стр. 265), в филогенезе пиреномицетов много неясного. Это объясняется, повидимому, с одной стороны, обширностью и многообразием относимых сюда групп, а с другой стороны, их малой сравнительно изученностью, так как огромное большинство относящихся сюда представителей известно только в гербарных экземплярах, и более или менее подробно изучены со стороны строения и истории развития сравнительно немногие. Естественно поэтому, что в классификации используются здесь главным образом морфологические признаки, причем не всегда есть уверенность, что они отражают действительно родственные отношения, а не результаты вторичного приспособления к сходным условиям существования. Ввиду разной оценки тех или других признаков объем групп и их дальнейшая классификация могут быть различными у разных авторов. Тем не менее общий ход эволюции пиреномицетов и их положение среди других сумчатых грибов все-таки могут быть представлены с известной вероятностью.

Выше уже было указано, что нет основания для того, чтобы выделять пиреномицеты по их якобы особому типу оплодотворения, сходному с тем, что имеется у красных водорослей (стр. 266). Как и в других группах сумчатых грибов, у них широко распространены явления апогамии, в связи с чем антеридий часто утрачивается, и вырабатываются новые способы замены утраченного первоначального полового процесса в виде слияния с гаплоидной конидией (спермацием) или разные типы автогамии. Однако из сравнительно немногих подробнее изученных пиреномицетов у некоторых обнаружен и первоначальный тип оплодотворения в виде слияния архикарпа с рядом стоящим антеридием (Fimetaria fimicola, Venturia inaequalis и др.). Что же касается трихогины пиреномицетов, то это образование, представляющее конечный ряд клеток (или одну клетку) многоклетного архикарпа, широко распространено и у других плодосумчатых. Этому образованию у сумчатых грибов не приходится придавать особого морфологического значения, так как сложение его весьма различно у разных представителей (одноклетные, многоклетные, простые, ветвящиеся, иногда продолжающиеся в простые вегетативные гифы мицелия).

Пиреномицеты в целом могут рассматриваться как дальнейший этап эволюции плодосумчатых по сравнению с Plectascales и Perisporiales. Этот этап характеризуется в общем тем, что здесь достигается активное разбрасывание аскоспор через имеющееся в верхней части перитеция узкое отверстие. В связи с этим стоит вытянутая форма сумок и их расположение параллельным пучком.

Как центральную, наиболее типичную, группу пиреномицетов можно рассматривать порядок Sphaeriales, характеризующийся темной окраской плодовых тел. Низшими своими представителями он примыкает к Perisporiaceae, где также весьма типично обильное развитие темных пигментов. Такие формы, как Chaetomium, могут рассматриваться как переходные между обеими группами. У многих Chaetomium отверстие перитеция отсутствует, и аскоспоры освобождаются только после разрушения его стенки. Также и форма сумок

здесь часто овальная, слабо вытянутая, и вообще активное разбрасывание спор в этом роде еще не выработано, так как сумковые оболочки рано расплываются.

В дальнейшей эволюции Sphaeriales отмечается в общем значительное усовершенствование активного разбрасывания аскоспор, хотя в отдельных более мелких группах наблюдается, может быть, вторичная утрата этой способности (например у некоторых Sphaeriaceae, Ceratostomaceae). С другой стороны, мелкие плодовые тела Sphaeriales, образующиеся обыкновенно в очень большом числе на мицелии, на следующих ступенях эволюции тесно сближаются на более плотном сплетении его. Таким образом получаются стромы. Сначала они плоские и мало обособлены от субстрата, а затем более обособляются, принимая определенную, иногда сложную форму, как у Xylariaceae.

Также можно отметить известную эволюцию в расположении органов бесполого размножения, столь обильных в общем у Sphaeriales. У простейших представителей с обособленными плодовыми телами конидиальные спороношения не связаны с ними непосредственно, но затем с появлением стром на них начинают переноситься и конидиальные спороношения. У паразитных Sphaeriales в паразитных условиях развиваются обычно только конидии, и на следующий год уже в сапрофитных условиях на том же мало обособленном от субстрата сплетении мицелия (зачаточной строме) развиваются перитеции. У Valsaceae и Diatrypaceae конидиальные и сумчатые спороношения более сближены и размещаются те и другие на специальных участках стромы, в связи с чем последняя получает более сложное строение (рис. 191, 192). Также и у Xylariaceae с их еще более обособленной от субстрата стромой, на ней сначала развиваются конидии и затем перитеции.

Таким образом, эволюционное расположение семейств Sphaeriales, повидимому, соответствует в общем тому порядку, какой был принят в предыдущем изложении (сначала, как примитивные, Sordariaceae и Sphaeriaceae и в конце— как более высоко стоящие Xylariaceae). Нужно только обратить внимание на семейство Mycosphaerellacae, представляющее специализированную боковую ветвь низших Sphaeriales, приспособленную к паразитным условиям существования. Также не совсем ясно положение Amphisphaeriaceae, которые по некоторым чертам (астериноидный тип мицелия) сближаются с некоторыми Perisporiales, а с другой стороны, с Hemisphaeriales. Возможно, что Amphisphaeriaceae имеют несколько особое происхождение.

Другой большой порядок пиреномицетов, Hypocreales, представляет замечательный параллелизм с Sphaeriales. Здесь также намечается эволюционный ряд от простейших форм с одиночными плодовыми телами или зачаточной стромой (Hypomyces, Hyponectria и др.) до таких, где имеются обособленные от субстрата сложно построенные стромы (Claviceps, Cordyceps). На промежуточных ступенях эволюции, например у Nectria, строма, несущая на разных частях своих конидии и перитеции, весьма напоминает аналогичное сложение ее у Valsaceae. Единственный общий признак, отличающий Sphaeriales от Hypocreales, заключается в отсутствии у последних темного пигмента, так характерного для первых. Однако и среди Hypocreales имеется группа Melanosporeae с темноокрашенными спорами. Ввиду этого в свое время Ячевским (1894) была сделана попытка совершенно уничтожить Hypocreales как обособленную группу, разместив относящиеся сюда формы между Sphaeriales и Dothideales. Однако эта попытка не встретила сочувствия, так как при таком размещении соответственные представители Hypocreales оказывались в общем изолированными среди остальных типичных для данной группы форм.

Поэтому кажется правильнее сохранить порядок Hypocreales, отмечая вместе с тем его близкое параллельное развитие с Sphaeriales. Повидимому, они берут начало также от Perisporiales, но не от тех же, как Sphaeriales (возможно этим объясняется отсутствие у них темных пигментов).

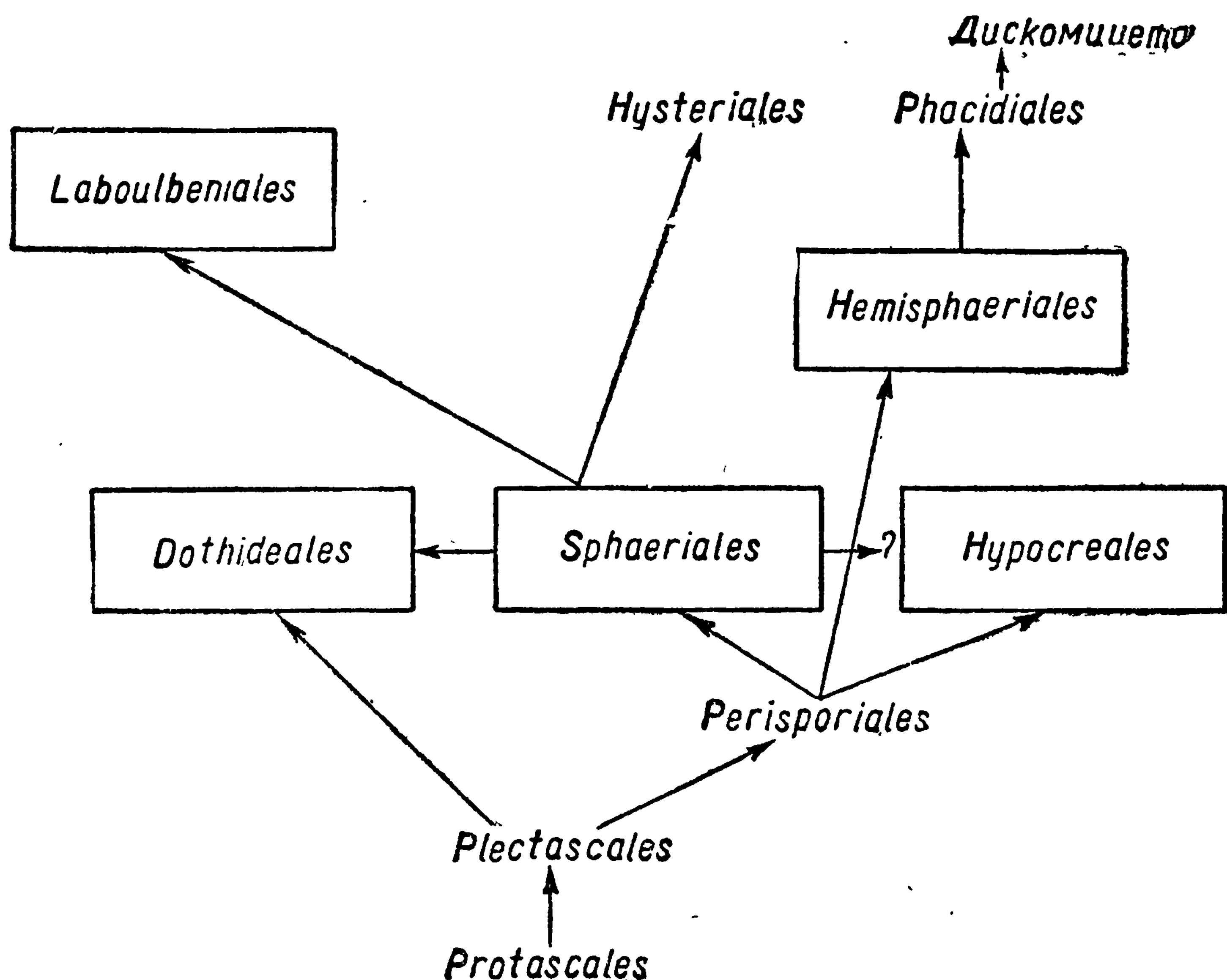
Порядок Dothideales формально характеризуется тем, что его всегда погруженные в темную строму перитеции лишены собственной оболочки. Эта преимущественно тропическая группа изучена недостаточно, и ее систематическое положение неясно. Возможно предполагать, что они происходят из

Sphaeriales в результате известной деградации и утраты обособленных оболочек перитециев, аналогично тому, как подобная утрата имеет место у Clavicipitatae из Hypocreales. С другой стороны, имеются основания приписывать им особое происхождение, в частности от форм, близких к Myriangiaceae. При этом полагают, что loculi последних могли сделаться многосумковыми и таким путем превратиться в перитеции Dothideales. При таких взглядах последние оказываются не вполне гомологичными типичным перитециям других пиреномицетов. Почти полное отсутствие данных по истории развития Dothideales не позволяет решить этот вопрос, хотя такие взгляды на происхождение Dothideales из Myriangiaceae встречают в настоящее время, повидимому, значительное сочувствие среди микологов.

Порядок Hemisphaeriales представляет переход к дискомицетам, и некоторыми (например Gäumann, 1926) помещается среди последних. В пользу такого представления говорит то, что сумки в плодовых телах Hemisphaeriales располагаются более или менее широким плоским слоем, напоминающим гимений дискомицетов. С другой стороны, астериноидный тип мицелия,? темный цвет и позднее открывание плодового тела показывают на известную близость их с Perisporiales и Sphaeriales, где также представлен астериноидный тип. В частности, среди последних нужно указать на Amphisphaeriaceae, которые, может быть, сближаются филогенетически с Hemisphaeriales.

Ввиду малой изученности истинное систематическое положение Hemisphaeriales не может быть установлено окончательно. Также нельзя с уверенностью решить, представляет ли эта группа нечто филогенетически цельное или объединение форм разного происхождения, но одинаковых по образу жизни и по внешности.

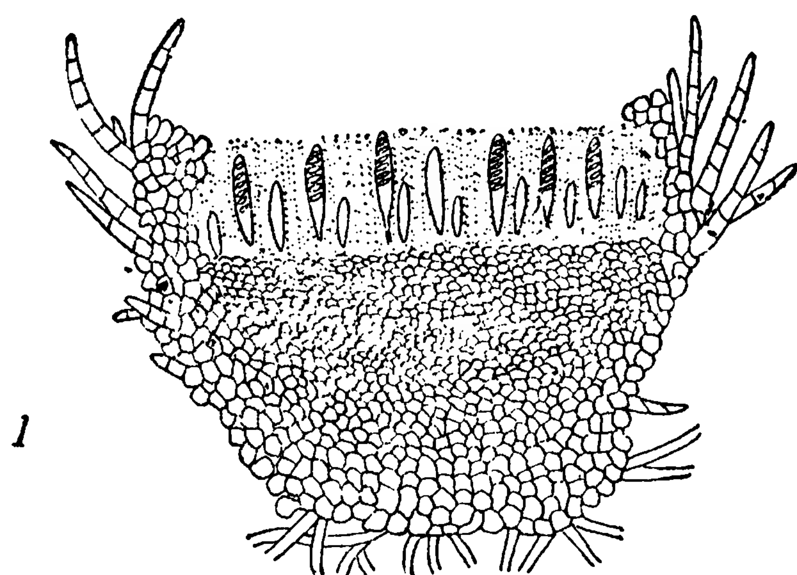
Вопрос о филогенезе Laboulbeniales довольно темен. Есть немало черт в их организации, напоминающих багряные водоросли (Florideae): таково строение receptaculum, поры в перегородках между его клетками, строение архикарпа с его свободно высовывающейся трихогиной, предполагаемое оплодотворение спермацием. Ввиду этого некоторые авторы (Vuillemin, 1912; Dodge, 1914, и др.) выводят Laboulbeniales (а за ними и других аскомицетов) из Florideae в качестве редуцированных форм, потерявших свой хлорофилл в связи с паразитным образом жизни. Однако исследования Faull (1912) показывают такое типичное развитие сумок и аскоспор у Laboulbenia, какое не имеет себе аналогий у Florideae, и мало вероятно, чтобы оно могло возникнуть просто в связи с изменившимися условиями существования. В настоящее время представление о прямой связи Laboulbeniales и Florideae не пользуется широким признанием и преобладает мнение, что Laboulbeniales нужно рассматривать как уклонившуюся, редуцированную по ряду черт группу, берущую начало от пиреномицетов, особенно от Sphaeriales, или имеющую с ними общих предков. Тканевое развитие плодового тела встречается кое-где и среди последних, например у Sporormia. Отсутствие мицелия у Laboulbeniales, как мы видели, не является общим их признаком и объясняется их своеобразными условиями паразитизма на хитиновом панцыре насекомых. Наибольшие трудности при этих представлениях дают спермации. У Ceratomycetaceae развитие их вполне соответствует конидиям. Что же касается двух других семейств, то их эндогенные спермации могут быть сравнены с эндоконидиями, какие изредка наблюдаются и у других грибов. Таким образом, допустимо рассматривать спермации Laboulbeniales как конидии по происхождению. Правда, они отличаются от нормальных конидий малыми размерами и неспособностью к самостоятельному прорастанию, но это можно рассматривать как вторичное явление, развившееся, вероятно, также в связи с условиями существования. Если спермации имеют сейчас половую функцию (что весьма вероятно), то здесь можно видеть вторичное явление, аналогичное тому, что наблюдается например у Ascobolus carbonarius, где трихогина архикарпа также копулирует с конидией (см. стр. 42); то же наблюдается у некоторых лишайниковых грибов (Collema). Изложенные соображения о филогенезе пиреномицетов могут быть иллюстрированы следующей схемой:



DISCOMYCETES

Аналогично пиреномицетам и дискомицеты охватывают несколько порядков, которые все характеризуются тем, что их сумчатые плодовые тела построены по типу апотециев. Это открытые плодовые тела, на поверхности которых открыто и широким слоем расположен гимений, сложенный из цилиндрических сумок и перемешанных с ними нитевидных парафиз (рис. 204).

Редко этот гимений с самого начала залагается на поверхности плодового тела (чисто гимнокарпные формы, как Geoglossum), у большинства же первоначально он бывает



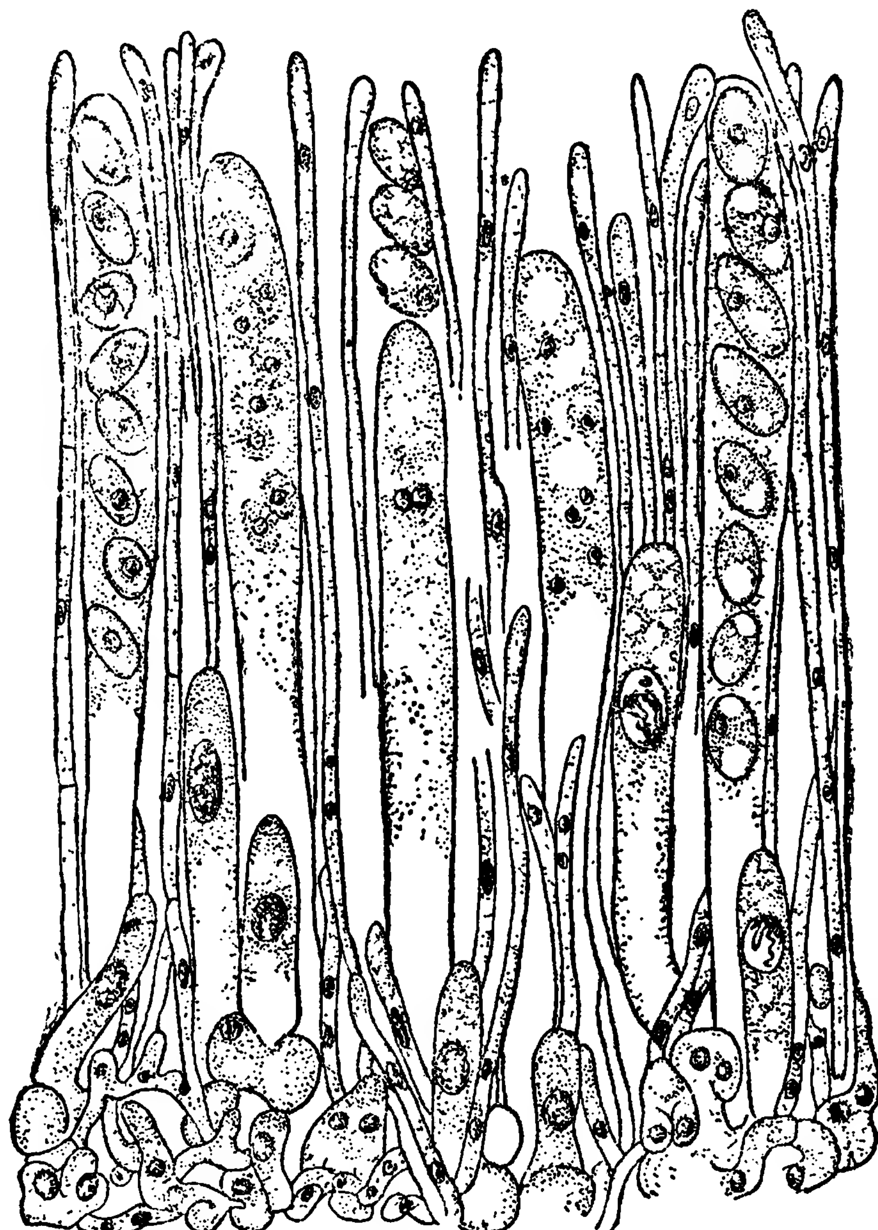


Рис. 204. Humaria: *1* — разрез апотеция (слабо увеличенный), *2* — гимений.

закрытым и лишь при созревании полностью или частично обнажается. Такие формы — и их большинство среди дискомицетов — могут быть названы гемиангиокарпными (рис. 205). Они представляют известный переход к пиреномицетам с их до конца полузамкнутым плодовым телом, снабженным только узким отверстием на вершине. Раскрывание апотеция и обнажение его гимения происходит здесь или в результате полного разрушения прикры-

вающего его первоначально гифенного сплетения, или в результате разрыва его лопастями, или, наконец, в результате разрастания плодового тела, которое в молодости часто бывает полым и замкнутым в виде перитеция, но при созревании расширяет первоначальное отверстие и раскрывается блюдцевидно. Самый разрыв прикрывающего слоя стоит в связи с такого рода разрастанием. Таким образом, в зрелом виде апотеций представляет обыкновенно блюдцевидное тело, верхняя сторона которого несет гимений чаще всего в виде округлого и вогнутого диска.

Такие плодовые тела чаще всего развиваются непосредственно на мицелии, реже по одному или по нескольку на специальных, более плотных плоских сплетениях, имеющих характер стром, и, наконец, в немногих случаях на

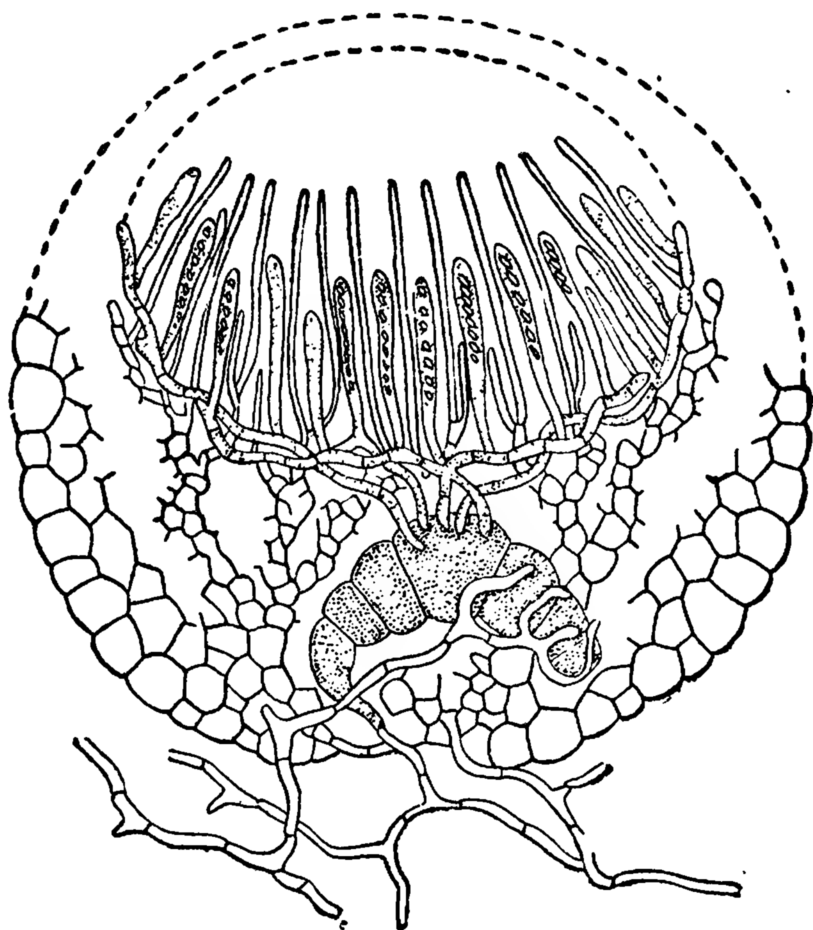


Рис. 205. Схема строения Ascobolus. Архикарп, аскогенные гифы и сумки темные; пунктиром обозначена прикрывающая ткань, при созревании разрушающаяся.

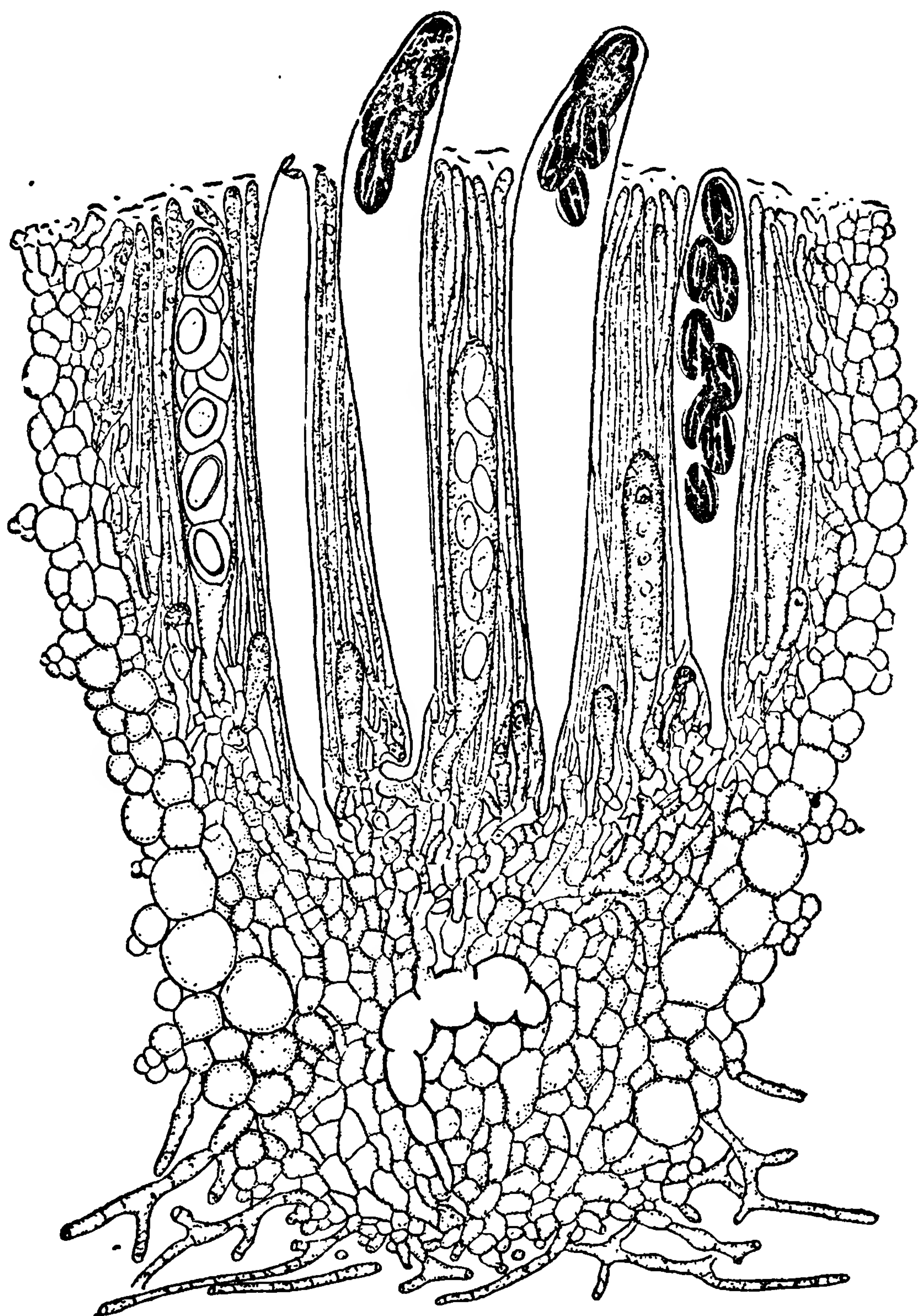


Рис. 206. Ascobolus stercorarius. Разрез зрелого плодового тела; в гипотеции видны остатки архикарпа (цепочка крупных пустых клеток).

стромах округлых или иных определенных очертаний (например Cyttaria).

Важнейшей частью апотеция нужно считать, конечно, гимений. Он закладывается в виде тесного палисада парафиз, между которыми позднее врастают снизу сумки (рис. 204, *2*). Последние в готовом состоянии имеют обыкновенно цилиндрическую форму и по мере созревания достигают своими концами общего уровня парафиз и даже в некоторых случаях значительно высовываются над ним (у Ascobolaceae; рис. 206). В большинстве случаев аскоспоры выбрасываются активно из сумок. Иногда парафизы гимения в верхних частях своих расширены или усиленно ветвятся, склеиваются концами и образуют на верхней поверхности гимения сплошной слой, называемый эпитецием. При созревании сумок он ослизняется и разрушается. От эпитеция, образованного парафизами, нужно отличать то сплетение гиф, которое прикрывает во многих случаях гимений сверху и имеет независимое от него происхождение. Это кроющее сплетение большею частью значительно толще эпитеция, имеет войлочное или псевдопаренхиматическое строение, часто с кутинизированными темными клеточными стенками. При созревании апотеция оно или разрывается лопастями, или расплывается (рис. 205).

Дискомицеты связаны довольно постепенными переходами с пиреномицетами, и самая граница между ними проводится разными авторами различно.

Такой переходный характер особенно обнаруживается в порядках Hysteriales, Phacidiales и Hemisphaeriales. Основное ядро дискомицетов несомненно представляет обширный порядок Pezizales. К нему, с одной стороны, мы присоеди-

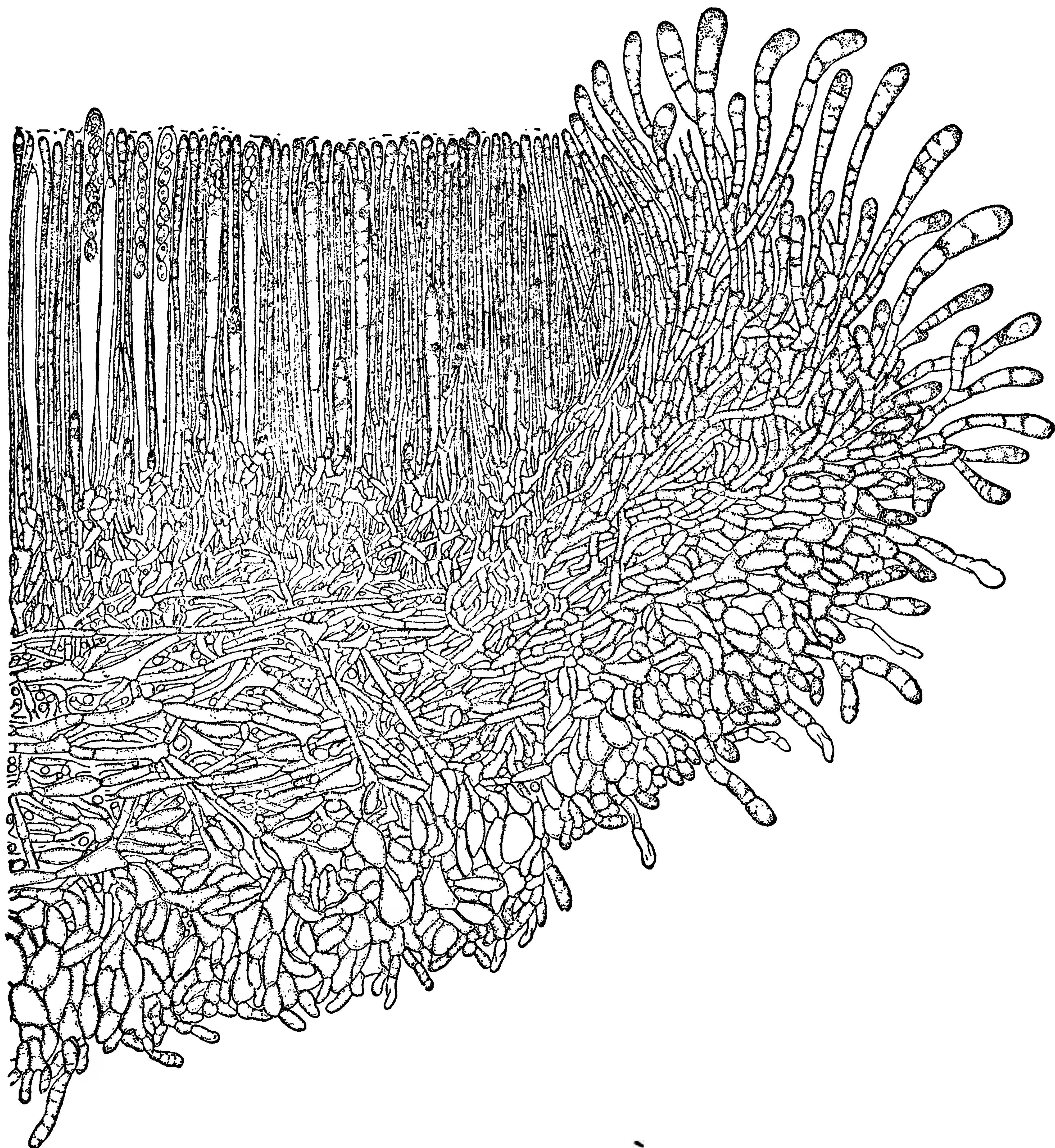


Рис. 207. Peziza aurantia. Радиальный разрез через край апотеция.

няем здесь Hysteriales и Phacidiales, а с другой стороны, сюда же примыкают по истории развития Tuberales, хотя в зрелом состоянии их плодовые тела делаются совсем непохожими на апотеции.

10. ПОРЯДОК HYSTERIALES

Этот порядок занимает отчасти промежуточное положение между дискомицетами и пиреномицетами. К нему относится около 500 видов как паразитов, так и сапрофитов, преимущественно на растительных субстратах.

Плодовые тела Hysteriales поверхностные или погруженные в субстрат, черного снаружи цвета и обыкновенно имеют вытянутую линейную форму, нередко извилистую и даже разветвленную. Сверху они прикрыты темным плотным сплетением гиф (кроющий слой), под которым и развивается гимений. Наиболее характерно для всего порядка то, что при созревании сумок кроющий слой разрывается узкою продольной щелью. Ее края расходятся во влажную

погоду, обнажая светло окрашенный гимений. В сухую погоду они снова сближаются и закрывают гимений. По расположению сумок широким слоем — гимением, Hysteriales могут быть отнесены к дискомицетам. С другой стороны, позднее открывание гимения, неполное и временное его обнажение после созревания указывают на близость их с пиреномицетами, в частности с Sphaeriales, где в одном небольшом семействе Lophiostomaceae отверстие перитеция сплюснуто щелевидно. Поэтому некоторые авторы (например Gäumann, 1926) помещают Hysteriales среди пиреномицетов.

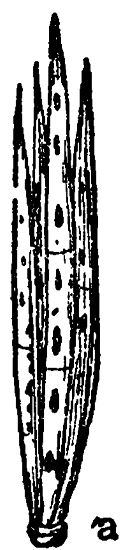




Рис. 208. Lophodermium pinastri: *a*—плодовые тела на хвое сосны, *b*—то же, слабо увеличено.

В качестве примера Hysteriales можно указать Lophodermium, виды которого очень распространены у нас как паразиты на лиственных и особенно хвойных деревьях, вызывая отмирание и отпадение листвы (Schütte немецких лесоводов). Наиболее важен L. pinastri, паразитирующий на хвое сосны и вызывающий массовую гибель сосновых сеянцев в питомниках (рис. 208). В паразитных условиях он развивает на другой год после заражения конидиальные спороношения (пикниды) и уже на отмерших листьях — сумчатые плодовые тела. Из других видов широко распространены: L. macrosporum — на ели, L. nervisequum — на пихте и др. Из других представителей можно назвать Hypoderma, виды которой часто встречаются как сапрофиты на отмерших стеблях травянистых растений, образуя на них черные вытянутые бляшки H. commune — на злаках.

Близкие к Hysteriales грибы входят в состав лишайников Graphidaceae. Например, у Graphis scripta сумчатые спороношения имеют вид черных ветвящихся черточек, напоминающих восточные письмена.

ЛИТЕРАТУРА К HYSTERIALES

Haak, 1910. Der Schütterpilz der Kiefer. Zschr. f. Forst-und Jagdwesen, Bd. 43.

Höhnel, 1918. Mycologische Fragmente. Ann. mycol., v. 16.

Killian et Likhité, 1924. Observations sur le genre Lophodermium. C. r. séances soc. biol., v. 91.

Likhité, 1926. Recherches sur le développement et la biologie de quelques ascomycètes. Rev. gén. bot., v. 39.

Lindau, 1897. Hysteriineae. Engl.-Prantl, Nat. Pfl.-fam. I Teil, 1 Abt.

Lohman, 1932. Hysteriaceae, life-history of certain species. Papers Michigan Acad. Sci, v. 17.

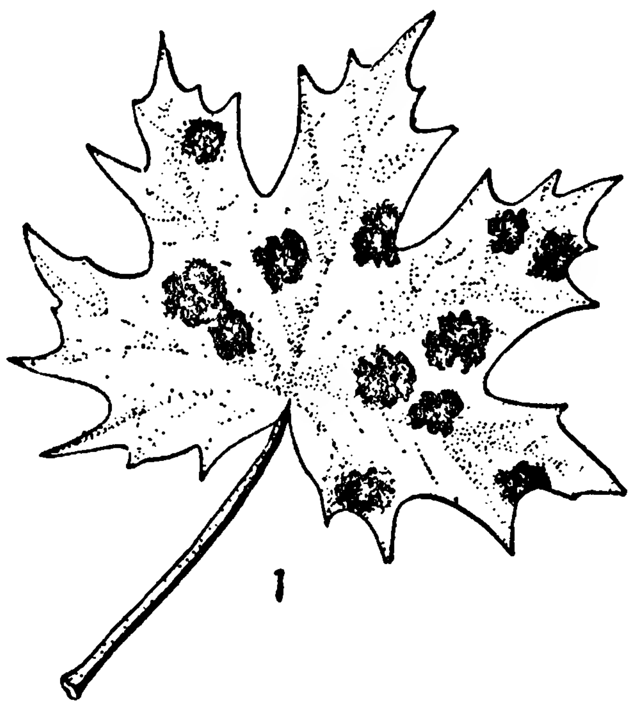
Tubeuf, 1901. Studien ü. Schüttekrankheit der Kiefer. Arb. biolog. Reichsanstalt, Bd. 2.

11. ПОРЯДОК PHACIDIALES

Характерным признаком Phacidiales является то, что гимений в плодовом теле долго остается закрытым и открывается наконец вследствие разрыва лопастями прикрывающего его слоя или у некоторых широкой щелью. Сюда относится около 600 видов преимущественно сапрофитов и отчасти паразитов, причем последние образуют свои сумчатые спороношения обычно лишь на отмершей ткани, т. е. сапрофитно.

Как наиболее известные и лучше изученные примеры можно привести следующие. Rhytisma acerinum — паразит на листьях клена, образующий на них черные блестящие пятна (рис. 209, *1*). Гифы гриба распространяются здесь преимущественно в клетках верхнего эпидермиса, разрушая его боковые стенки и сплетаясь благодаря этому в сплошное плоское ложе. На его поверхности в средине лета отдельными тесными группами развиваются конидиеносцы и отшнуровывают конидии, прорывающие лежащую над ними верхнюю стенку эпидермиса. Конидии здесь, повидимому, не играют роли в дальнейшем рас-

пространении гриба. Во второй половине лета конидиальные спороношения исчезают, а стромы утолщаются и чернеют, приобретая характер склероциев. Осенью в них появляются плоские полости — будущие апотеции, и в каждой из них залагается по нескольку архикарпов, составленных из 2—3 многоядерных клеток. Антеридиев совсем не развивается, и оплодотворение заменяется переходом ядер из 1—2 клеток архикарпа в одну более крупную клетку ее, являющуюся аскогоном. После опадения и зимовки листа эти аскогоны развивают аскогенные гифы и на них сумки, каждая с 8 вытянутыми почти нитевидными одноклетными аскоспорами. При созревании апотециев кроющий темноокрашенный слой над ними с соответствующим участком верхней стенки эпидермиса разрывается и несколько отгибается к краям лопастями, обнажая



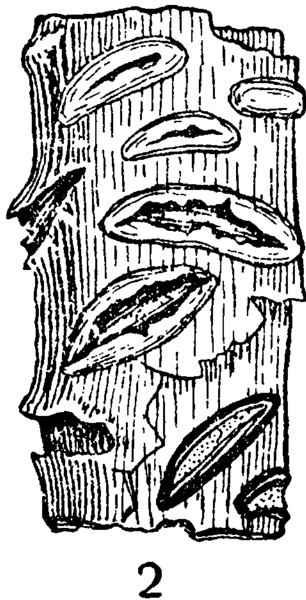


Рис. 209. *1* — Rhytisma acerinum на листе клена; *2* — Clithris quercina на ветви дуба.

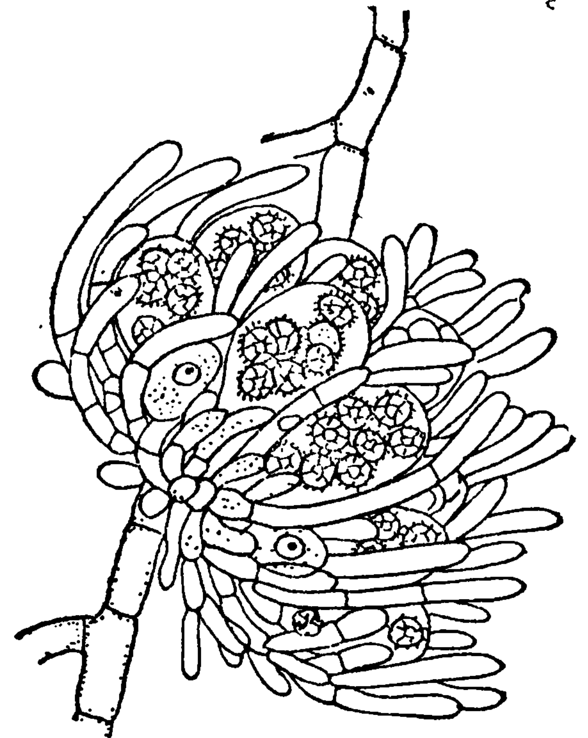


Рис. 210. Ascodesmis nigricans, апотеций.

светлый гимений. Аскоспоры заражают снова молодые листья клена (Jones, 1925).

Сходное в общем развитие имеет Cryptomyces pteridis, нередко встречающийся у нас на папоротнике орляке. Гифы гриба распространяются здесь по всему листу и местами образуются плоские ложа под эпидермисом против устьиц. На них развиваются тесным слоем конидиеносцы. Образуемые ими конидии могут давать здесь новое заражение орляка. К концу лета на пораженном листе под эпидермисом образуются новые, более массивные, сплетения — зачатки апотециев. В них также диференцируются многоклеточные архикарпы, но не развивается антеридиев. Оплодотворение заменяется, по указаниям Killian (1918), копуляцией двух соседних архикарпов, причем ядра из одного переходят в другой. После зимовки из этого последнего развиваются аскогенные гифы и аски. Раскрытие апотеции происходит так же, как у Rhytisma. Phacidiales могут быть разделены на 3 семейства.

1. Сем. Stictidaceae — с мясистыми светлоокрашенными плодовыми телами. Ocellaria aurea на мертвых ветвях.

2. Сем. Tryblidaceae — с темными апотециями, развивающимися на выступающей из субстрата строме. Scleroderris ribesia на мертвых ветвях смородины.

3. Сем. Phacidiaceae — с темными апотециями на плоской, погруженной в субстрат строме. Rhytisma. Cryptomyces. Clithris quercina на мертвых ветвях дуба (рис. 209, 2).

ЛИТЕРАТУРА К PHACIDIALES

1. Jones S. G., 1925. Life-history and Cytology of Rhytisma acerinum. Ann. Bot., v. 39.
2. Killian K., 1918. Morphologie von Cryptomyces pteridis. Zschr. Bot., B. 10.
3. Lindau, 1897. Phacidiineae. Engler-Prantl, Natürl. Pfl.-fam. I Teil, 1 Abt.
4. Сатина С. А., 1919. К истории развития Phacidium repandum. Журн. Русского ботанического общества, т. 5.

12. ПОРЯДОК PEZIZALES

К Pezizales относятся более 3000 видов как паразитов, так и главным образом сапрофитов.

Эта наиболее типичная группа среди дискомицетов характеризуется главным образом тем, что плодовые тела здесь мясистые, в большинстве случаев блюдцевидной формы, нередко ярко окрашенные. На верхней, обыкновенно более или менее вогнутой, поверхности они несут гимений. По развитию они чаще всего гемиангиокарпны и представляют в молодости полузамкнутые полые тела с узким отверстием на вершине (и даже совсем замкнутые, без отверстия). В этом состоянии они напоминают строение перитеция, отличаясь, однако, тем, что сумки расположены внутри них широким вогнутым слоем — гимением, а не узким пучком у основания плодового тела, как это типично для перитециев. Позднее при созревании эти замкнутые плодовые тела разворачиваются в блюдцевидное тело с открытым гимением. Реже гимений располагается на выпуклой поверхности плодового тела (например у Geoglossaceae и Helvellaceae). В этом последнем случае они и по развитию оказываются иногда вполне гимнокарпными, т. е. гимений залагается поверхностно ничем не прикрытым (например у Geoglossum) или залагается гемиангиокарпно под прикрытием кроющего сплетения гиф, облекающих весь зачаток плодового тела и при созревании ослизняющихся и исчезающих (Helvella, Spathularia). Плодовые тела обычно образуются непосредственно на мицелии или вырастают из склероциев. Значительно реже встречаются здесь особые стромы, на которых развиваются апотеции (например у Bulgaria, Cyttaria и некоторых других). Кроме сумчатых спороношений, у некоторых Pezizales имеются конидиальные, но последние далеко не достигают такого развития, как это свойственно, например, многим пиреномицетам.

Со стороны ранних стадий развития плодовых тел и половой функции изучено довольно значительное количество Pezizales, особенно представителей некоторых семейств, как Ascobolaceae, Pezizaceae и Pyronemaceae, тогда как большинство других с этой стороны затронуто очень мало. Относящаяся сюда Pyronema confluens представляет классически изученный пример полового воспроизведения у аскомицетов (см. выше, стр. 40). Довольно сходны с ней в этом отношении Ascodesmis nigricans, Ascobolus vinosus и некоторые другие (рис. 210). Здесь также имеется женский половой аппарат из двух многоядерных клеток: аскогона и трихогины, и одноклетный многоядерный антеридий. Оплодотворение и дальнейшее развитие вполне сходно с Pyronema. Этот тип, свойственный простейшим представителям Pezizales, нужно счесть первоначальным для них. В дальнейшей эволюции наблюдается ряд изменений в половой функции и сложении половых органов. У Lachnea stercorea общие очертания архикарпа сходны с Pyronema за исключением того, что трихогина здесь многоклетная. У многих видов Ascobolus, Ascophanus и др. архикарп представлен многоклетной, часто спирально закрученной гифой с многоклетной трихогиной и мало выделяющейся аскогенной клеткой (или несколькими аскогенными клетками, лежащими в виде слабо диференцированной толстоватой гифы), из ряда клеток которой развиваются аскогенные гифы (см. рис. 38, 7). В этих случаях он вполне подходит под обозначение «воронинская гифа».

Одновременно с этим наблюдается подавление половой функции. У Lachnea stercorea развивается еще нормальный антеридий, и происходит копуляция его с трихогиной; однако дальше из нее в аскогон мужские ядра не проходят. У весьма многих, изученных в этом отношении видов (многие Ascobolus, Humaria и др.), антеридии совсем не развиваются, и дальнейшее развитие архикарпа происходит без цитогамии, апогамически. При этом или происходит переход ядер из одних клеток архикарпа в соседние аскогенные, или первичные дикарионы формируются в пределах одной многоядерной клетки аскогона. В дальнейшем из аскогонов, как полагается, вырастают аскогенные гифы, и на них образуются аски, где и происходит кариогамия двух ядер дикариона. У некоторых представителей, как Humaria granulata, параллельно выпадению цито-

гамии (и отсутствию антеридия) женский половой аппарат теряет свою трихогину, превращаясь в многоядерную круглую клетку на конце архикарпа. В ней также без цитогамии происходит формирование первичных дикарионов. Наконец, у некоторых Pezizales в связи с потерей половой функции (цитогамии) наблюдается выпадение не только антеридия, но и архикарпа. Это имеет место например у Helvella crispa, Humaria rutilans, Peziza vesiculosa и некоторых других. Здесь аскогенные гифы берут начало из обычных вегетативных клеток плодового тела, в которых благодаря переползанию ядер из соседних клеток возникают первичные дикарионы.

Вообще Pezizales представляют один из наилучших примеров, где можно проследить постепенную утрату половой функции и редукцию половых органов. Правда, здесь, как и в других аналогичных случаях, нередко можно наблюдать у близких форм различные степени этого редукционного процесса, так что очевидно он мог возникать самостоятельно в отдельных мелких группах и поэтому им нельзя пользоваться для установления родственных отношений между последними. Однако в общем надо отметить, что простейшие по всем признакам среди Pezizales, такие как Pyronema, Ascodesmis (сем. Pyronemaceae), имеют и наиболее типично развитой и функционирующий половой аппарат. В промежуточных семействах, как Ascobolaceae, Pezizaceae, замечаются наряду с типично половыми формами и такие, которые более или менее далеко зашли по пути апогамии (например разные виды родов Ascobolus, Lachnea и др.). Наконец, наиболее специализированные семейства Helvellaceae и Geoglossaceae показывают в общем и наиболее далеко зашедшую редукцию половой функции и половых органов.

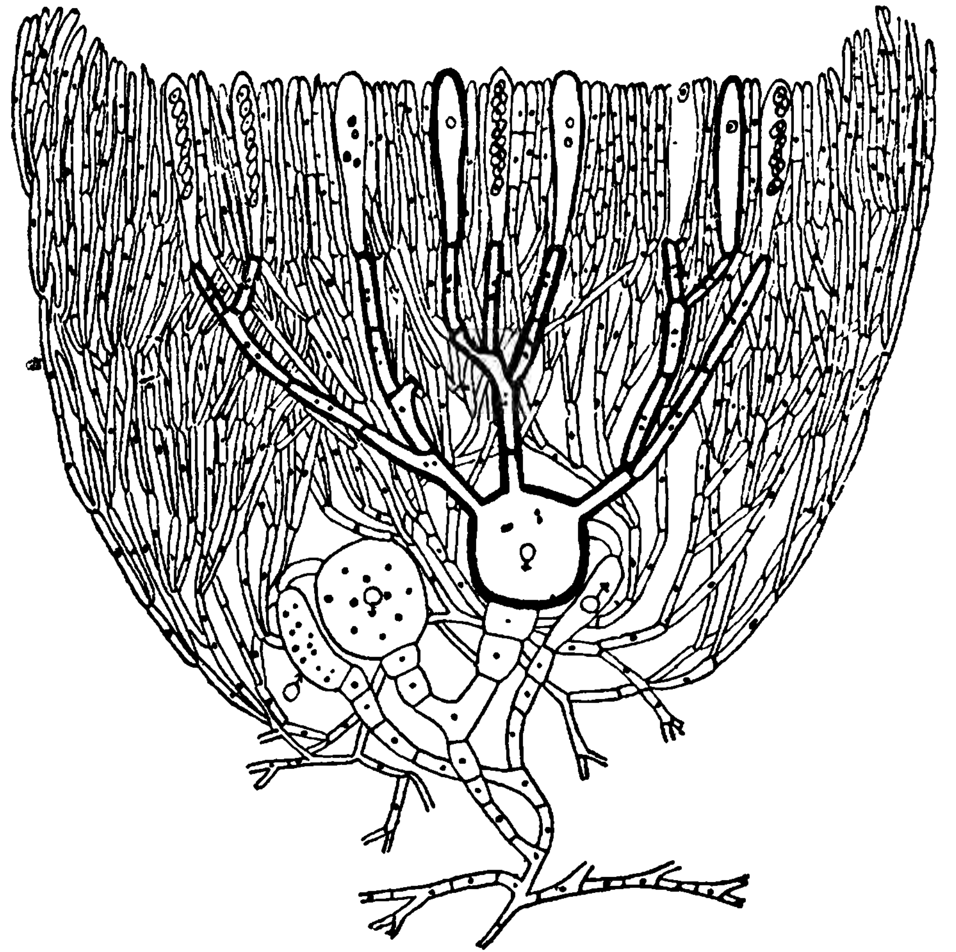


Рис. 211. Pyronema confluens, схема разреза через плодовое тело. Диплоидная фаза изображена жирными контурами, гаплоидная — тонкими контурами.

Классификация Pezizales. Систематическое подразделение обширного порядка Pezizales производится на основании различных признаков: общего сложения плодового тела, его анатомического строения, гимнокарпности или гемиангиокарпности и, наконец, способа открывания сумок: крышечкой или простым отверстием на вершине. Согласно этому последнему признаку, все Pezizales могут быть разбиты на два ряда. Operculatae (сумки открываются крышечкой) и Inoperculatae (сумки открываются простым отверстием).

В обоих этих рядах можно установить иногда известный параллелизм по другим признакам (например между Geoglossaceae и Helvellaceae по общему сложению и развитию плодового тела).

Таким образом, здесь мы можем указать на следующие важнейшие семейства.

Operculatae

I. Апотеций блюдцевидный с вогнутой гимениальной поверхностью. Эпитеций не образуется.

A. Апотеций с самого начала открытый (гимнокарпный). Гипотеций слабо развитой. Перидий не диференцирован.

1. Сем. Pyronemaceae

B. Апотеций с начала большей частью закрытый (гемиангиокарпный). Гипотеций и перидий мало диференцированы друг от друга.

1. Сумки при созревании высовываются над общим уровнем гимения.

2. Сем. Ascobolaceae

2. Сумки при созревании не высовываются над общим уровнем гимения.
3. Сем. Pezizaceae

II. Апотеций с выпуклой гимениальной поверхностью.

А. Апотеций без ножки. 4. Сем. Rhizinaceae

В. Апотеций с ножкой. Гимений только на верхней его части, расширенной в виде шапочки, большей частью с складчатой (морщинистой) поверхностью.
5. Сем. Helvellaceae

Inoperculatae

I. Апотеций блюдцевидный с вогнутой или плоской гимениальной поверхностью.

А. Свободные концы парафиз образуют эпитеций.

1. Апотеций блюдцевидный открытый. 6. Сем. Patellariaceae

2. Апотеций в молодости полузакрытый, часто на стромах кожистой или слизистой консистенции. 7. Сем. Cenangiaceae

3. Апотеции в большом числе на мясистых шаровидных стромах.
8. Сем. Cyttariaceae

В. Эпитеция не развивается.

1. Перидий образован из вытянутых, большей частью тонкостенных и светлоокрашенных клеток. 9. Сем. Helotiaceae

2. Перидий из паренхиматических, чаще всего толстостенных темноокрашенных клеток. 10. Сем. Mollisiaceae

II. Апотеций булавовидный; гимений на выпуклой поверхности в его верхней части. 11. Сем. Geoglossaceae

1. Сем. Pyronemaceae. Небольшое семейство (около 25 видов), куда относится прежде всего Pyronema confluens —известная как классический пример нормальным половым образом развивающегося аскомицета (рис. 211).

Этот сапрофитный гриб встречается в природе на почве на месте бывших костров, где его мелкие (около 1 *мм* в диаметре) красноватые апотеции развиваются обыкновенно группами и поэтому хорошо заметны. Такое местообитание Pyronema обусловлено тем, что в нормальной почве она вытесняется находящимися там почвенными бактериями, попадая же на прогретую и отчасти стерилизованную почву, ее споры прорастают и развивают мицелий с апотециями на нем (стр. 75). По тем же причинам Pyronema нередко разводится на поверхности стерилизованной почвы в сосудах для вегетационных опытов.

Ascodesmis nigricans также довольно хорошо изучен со стороны истории развития. Апотеции у него видны только в микроскоп. Они состоят почти из одного только пучка сумок с парафизами и имеют мало развитую окружающую ткань (рис. 210). По общему сложению апотеция Ascodesmis напоминает отчасти Gymnoascaceae. Встречается на навозе, особенно коровьем.

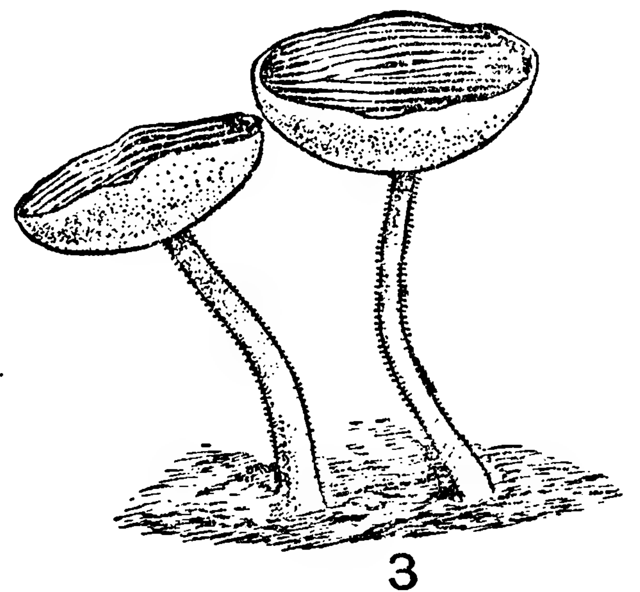
2. Сем. Ascobolaceae. Типичное копрофильное семейство. Представители его весьма обычны на навозе различных травоядных животных. Плодовые тела обыкновенно очень мелкие, но обладают большей частью очень активно действующими аппаратами, разбрасывающими аскоспоры. В связи с этим у некоторых, как у Ascobolus immersus, аскоспоры отличаются чрезвычайной величиной, а у других (Saccobolus и др.) все восемь аскоспор склеиваются в один пучок, вылетающий из сумки. Из отдельных представителей следует специально отметить Ascobolus magnificus, A. carbonarius и A. stercorarius — интересные своим гетероталлизмом (Dodge, 1920; Betts, 1926; Green, 1931).

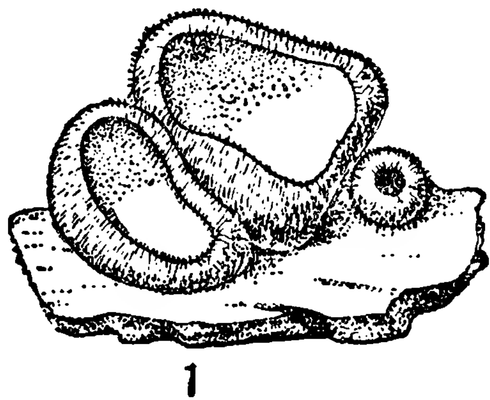
Thelebolus stercoreus образует в плодовом теле только одну очень крупную сумку, содержащую до 1000 аскоспор. Аскогенных гиф здесь совсем не развивается, а сумка прямо образуется из одной клетки архикарпа, содержащей два клеточных ядра [1].

[1] Thelebolus интересен еще исторически тем, что в свое время его крупные многоспоровые сумки рассматривались Брефельдом как переход от сумки к спорангию и самый гриб помещался в особую переходную группу Hemiasci. Сейчас вполне выяснено, что аски Thelebolus развиваются типично с кариогамией и последующим редукционным делением ядра. Их многоспоровость есть результат увеличения числа ядерных делений в сумке (с 3 до 10).

Ascobolaceae легко получаются в культуре и дают здесь плодовые тела. Поэтому они много исследовались со стороны истории развития и цитологии, так что из 150 приблизительно известных видов изучено с этой стороны не менее 15. Такого высокого процента пожалуй нет ни в какой другой группе грибов.

3. Сем. Pezizaceae. Около 700—800 видов главным образом сапрофитов на почве, древесине, некоторые на навозе травоядных животных. Плодовые тела мясистые, у некоторых довольно крупные (несколько сантиметров в диаметре). Главные роды Lachnea, Otidea, Peziza (рис. 212). Последний, насчитывающий больше 400 видов, делится на несколько подродов: Humaria, Pustularia, Galactinia, Macropodia, Acetabula и др. Два последние отличаются тем, что плодовые тела у них при-





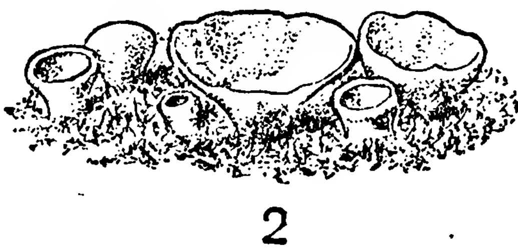


Рис. 212. *1* — Lachnea hemisphaerica — разные стадии развития апотеция; *2* — Humaria rutilans, *3* — Macropodia (все в естественную величину).

подняты на центральной ножке, что представляет отчасти переход к семейству Helvellaceae.

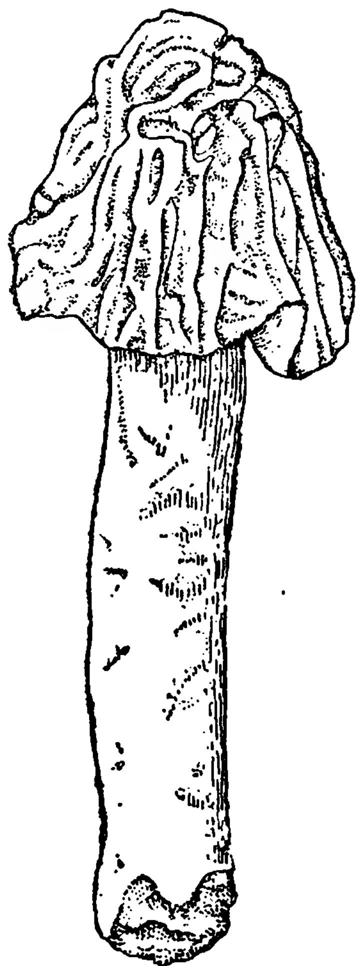
Из отдельных представителей особый интерес представляет Humaria granulata. Этот, нередко встречающийся, копрофильный гриб по исследованиям Gwynne Vaughan и Williamson (1930) оказался гетероталличным. Однако гетероталлизм здесь представляет ту особенность, что из двух имеющихся сортов аскоспор те и другие дают мицелии с архикарпами (оогониями) и ни одна не дает антеридиев. Однако в односпоровой культуре архикарпы замирают, и плодовых тел не развивается. Развитие происходит лишь при соединении двух различных мицелиев. Тогда на месте соединения их образуются многочисленные анастомозы, и залагающиеся на том и другом архикарпы развиваются дальше апогамически и дают апотеции. Таким образом, гетероталлизм Humaria granulata не может быть представлен просто как раздельнополость. Можно представить эти своеобразные отношения таким образом, что по существу все мицелии обоеполые, точнее, содержат обе половые потенции, из коих, однако, внешне выявляется только женская. Противоположные мицелии действуют друг на друга своими скрытыми мужскими зачатками, которые бессильны по отношению к собственным оогониям, но возбуждают развитие оогониев «другого знака». Возможно, что это в конце концов сводится к действию гормонов, различных в мицелиях (+) и (—), аналогично тому, что указывается для Neurospora (см. стр. 55).

Некоторые Pezizaceae дают в культуре довольно обильные конидиальные спороношения. Таковы: Peziza vesiculosa с неветвящимися, вздутыми на концах, конидиеносцами типа Oedocephalum или Lachnea cretea также с вздутыми на концах, но ветвящимися конидиеносцами.

4. Сем. Rhizinaceae. Небольшое семейство (около 20 видов). Главный представитель его, Rhizina inflata, довольно обычен в лесах на почве, где живет, повидимому, чаще сапрофитно, но иногда и паразитно на древесных корнях. Плодовое тело этого гриба плоское, слегка выпуклое сверху, где расположен гимений. На ранних стадиях развития плодового тела в нем замечается несколько мало диференцированных архикарпов в виде воронинских гиф. Сюда же отно-

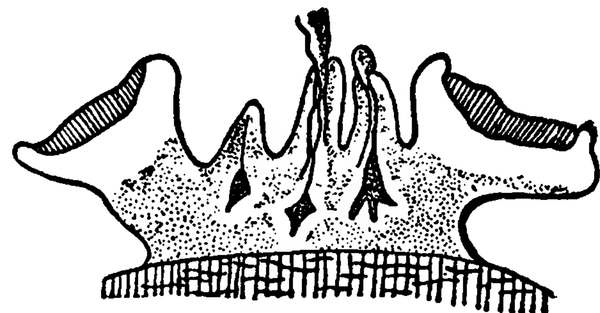
сится Sphaerosoma. В молодости ее плодовое тело блюдцевидно, с гимением на верхней стороне. Потом гимениальная сторона сильно разрастается, и плодовое тело принимает приблизительно шаровидный вид с гимением на поверхности.

5. Сем. Helvellaceae. Сюда относится около 100 видов сапрофитных грибов, растущих на почве. Плодовые тела — большей частью крупные, диференцированные на пенек и шляпку. Только эта последняя несет на своей наружной, выпуклой и часто морщинистой поверхности гимений. Последний залагается, поскольку это выяснено у ряда форм, гемиангиокарпно под прикрытием общей оболочки, позднее исчезающей. Важнейшие роды, Helvella, Gyromitra, Verpa, Morchella (рис. 213) — довольно важные съедобные грибы (сморчки, строчки). Поверхность шляпки у трех последних складчатая, морщинистая. Особенно глубоко и правильно идут эти складки у Morchella, разбивая поверхность шляпки на ряд глубоких открытых снаружи камер. У Morchella только они выстланы гимением, а отделяющие их ребра (края складок) остаются стерильными, так что общий гимений разделяется на отдельные участки.


Рис. 213. Verpa bohemica.

6. Сем. Patellariaceae (около 250 видов). Сюда относятся частью сапрофиты (преимущественно на древесине), частью паразиты (особенно на лишайниках). Плодовые тела — мелкие, обычно темно окрашенные, кожистые; у сапрофитов они развиваются чаще всего поверхностно, а у паразитов нередко сначала погружены в субстрат и лишь позднее выдвигаются на поверхность. На гимении — хорошо развитой эпитеций из концов парафиз. У некоторых (например Hysteropatella) плодовые тела вытянутые и раскрываются щелью, напоминая этим Hysteriales. Со стороны истории развития Patellariaceae не изучены. Patellaria — на древесине, Scutula — паразиты на лишайниках.

7. Сем. Cenangiaceae. Сюда относится больше 500 видов, отчасти сапрофитов, преимущественно на мертвых древесных ветвях или иногда на травянистых стеблях, отчасти паразитов на деревьях. Плодовые тела образуются часто на особых стромах, залагающихся внутри субстрата и затем выдвигающихся на поверхность. Строма—слизистой или кожистой консистенции. У многих на той же строме сначала развиваются конидиальные спороношения: пикниды (например у Dermatea cerasi; рис. 214) или свободные ложа (например у Dermatea carpinea). Апотеции сначала прикрыты кроющим слоем, который затем при созревании исчезает или разрывается лопастями, напоминая этим Phacidiales. Кроме того, имеется хорошо развитой эпитеций, образованный кончиками парафиз. Цитологически Cenangiaceae не изучены. Главнейшие представители: Cenangium abietis — на ветвях хвойных деревьев как сапрофит и иногда как паразит, вызывающий их отмирание. Dermatea carpinea — на ветвях граба, Dermatea cerasi — на видах Prunus. Сюда же можно отнести нередко выделяемые в особое семейство Bulgariaceae роды Bulgaria, Sarcosoma и др. Bulgaria polymorpha — на мертвых ветвях дуба — интересна обилием и разнообразием конидиальных спороношений, а также тем, что в сумках из 8 спор 4 более крупные темно окрашенные и 4 более мелкие светлые (эта разноспоровость имеет своей основой то, что ядерные деления в аске происходят не одновременно, и около 4 позднее возникших ядер формируются более мелкие споры). Близко к Bulgaria стоит Sarcosoma globosum. Ее крупные (до 5 и больше сантиметров в диаметре) шаровидные плодовые тела развиваются прямо на почве. На верхней приплюснутой стороне их расположен диск гимения; нижняя часть одета довольно прочной кожистой пленкой, а внутри образована чрез-


Рис. 214. Dermatea cerasi, разрез стромы; посредине пикниды, по бокам апотеции.

вычайно водянистой тканью. Этот оригинальный и считающийся редким гриб встречается в больших количествах весной в сосновых лесах в некоторых местах под Москвой (Быково, Влахернская).

8. Сем. Cyttariaceae. Это семейство представлено одним только родом Cyttaria, несколько известных видов которого паразитируют на ветвях буков (Nothofagus) в южном полушарии. Здесь очень характерны стромы, развивающиеся группами на ветвях и представляющие мясистые, в большинстве случаев ярко окрашенные шаровидные тела размером с горошину. На их поверхности в особых углублениях развиваются многочисленные апотеции, прикрытые в молодости кроющим сплетением гиф (рис. 215). Стромы Cyttaria съедобны, и еще Дарвин в «Путешествии на Бигле» указывал, что они составляют существенную часть питания туземцев Огненной Земли.

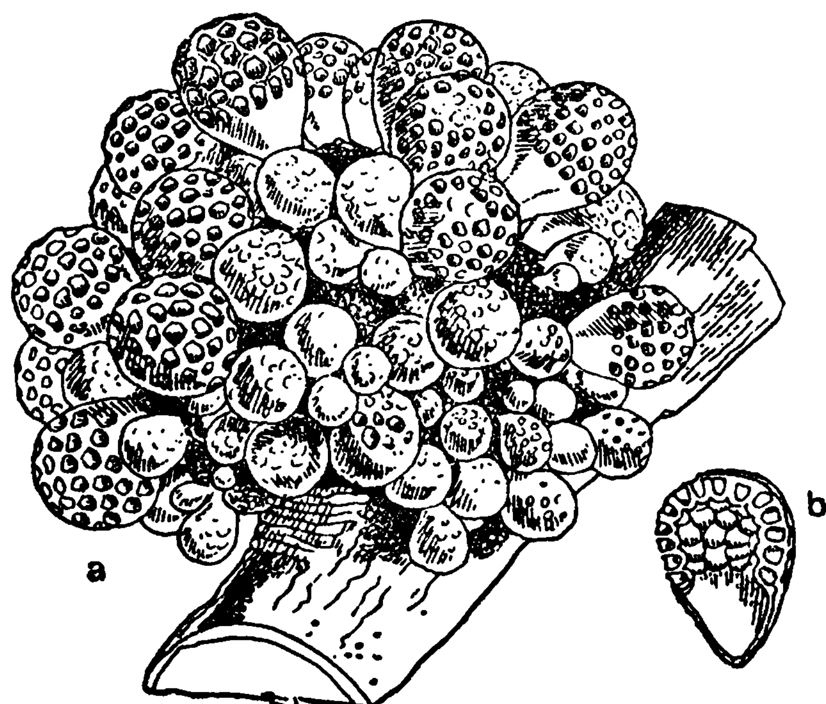


Рис. 215. Cyttaria Gunnii, *a*—группа стром на ветви бука, *b* — разрез стромы.

9. Сем. Helotiaceae. Около 1200 видов сапрофитов и паразитов. Плодовые тела залагаются поверхностно, реже погружены вначале в субстрат. Они блюдцевидной или бокаловидной формы, в молодости замкнутые. У некоторых плодовые тела на ножках. Отличительным признаком Helotiaceae от следующего семейства Mollisiaceae является строение перидия (наружных слоев гипотеция); он образован здесь тонкостенными вытянутыми клетками. Цитологически Helotiaceae не изучены.

Важнейший относящийся сюда род S c l e r o t i n i a с несколькими десятками паразитных видов. Как показывает название, для Sclerotinia характерно образование склероциев, являющихся здесь обязательными членами цикла развития. Из них после периода покоя вырастают апотеции, снабженные более или менее длинными ножками. Sclerotinia делится на два подрода: Stromatinia, у которой склероции образуются из пронизанных грибными нитями и мумифицированных плодов, и Eusclerotinia, у которой склероции образуются большей частью поверхностно на вегетативных органах или иногда внутри их, но представляют только грибное сплетение без мумифицированных тканей хозяина (рис. 216 и 217). Поскольку изучено, эти два подрода отличаются и по имеющимся у них конидиальным спороношениям. У Stromatinia они типа Monilia, а у Eusclerotinia — типа Botrytis. В первом случае

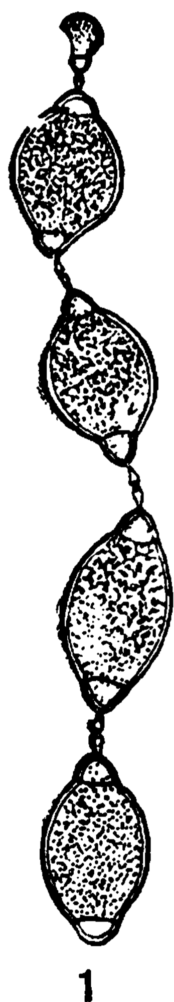




Рис. 216. Sclerotinia (Stromatinia) urnula: *1*—цепочка конидий, *2*—склероции с апотециями.

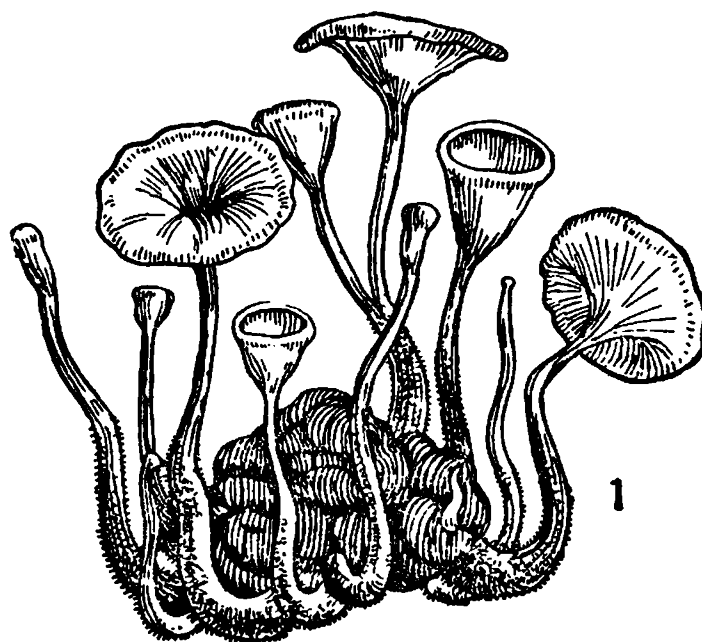


Рис. 217. Sclerotinia (Eusclerotinia) tuberosa: *1*—склероций с апотециями, *2* — Sclerotinia fuckeliana (Eusclerotinia), конидиеносец типа Botrytis.

образуются короткие неветвящиеся конидиеносцы, и на них развиваются длинными базипетальными цепочками крупные овальные конидии. Между ними при созревании появляются веретеновидные дизъюнкторы, образованные на счет среднего слоя перегородки между соседними конидиями (рис. 216, *2*). В случае Botrytis конидиеносец моноподиально ветвится, и на концах разветвления развивается головка конидий (не цепочками) (рис. 217, *2*).

Практическое значение и биологические особенности Sclerotinia. Представители Sclerotinia важны в практическом отношении и интересны по биологическим особенностям. Из подрода Stromatinia особо любопытны виды, паразитирующие на Vacciniaceae и некоторых близких к ним растениях. Например, очень обычная S. vaccinii, живущая на бруснике, весной заражает молодые побеги хозяина и вызывает их отмирание. При этом на них развиваются конидиальные спороношения типа Monilia, и конидии их заражают распускающиеся к тому времени цветы брусники. Мицелий гриба проникает в завязь и мумифицирует ее. Она сваливается и после зимовки развивает апотеции, аскоспоры которых заражают опять молодые побеги хозяина. Таким образом, здесь конидиальное спороношение и склероции приурочены к разным органам питающего растения в соответствии с порядком их развития в начале лета. У S. ledi (S. heteroica) и S. rhododendri дело пошло дальше в том отношении, что здесь развитие гриба связывается уже с разными растениями. Именно, первый заражает весной листья голубики, а второй — черники. Конидии, развивающиеся на них, заражают затем распускающиеся к тому времени цветы у первого — багульника (Ledum), а у второго — Rhododendron. Таким образом, здесь вырабатывается разнохозяйственность, зачатки которой мы видели также у Claviceps (см. стр. 270) и которая в более определенной и обязательной форме представлена у Uredinales (см. ниже, Uredinales). Из других Stromatinia большое практическое значение имеют S. cinerea — на плодах слив и других косточковых и S. fructigena — на яблонях и грушах. Здесь на плодах образуются и конидиальные спороношения, передающие заражение на соседние плоды, и позднее здесь же образуются зимующие склероции.

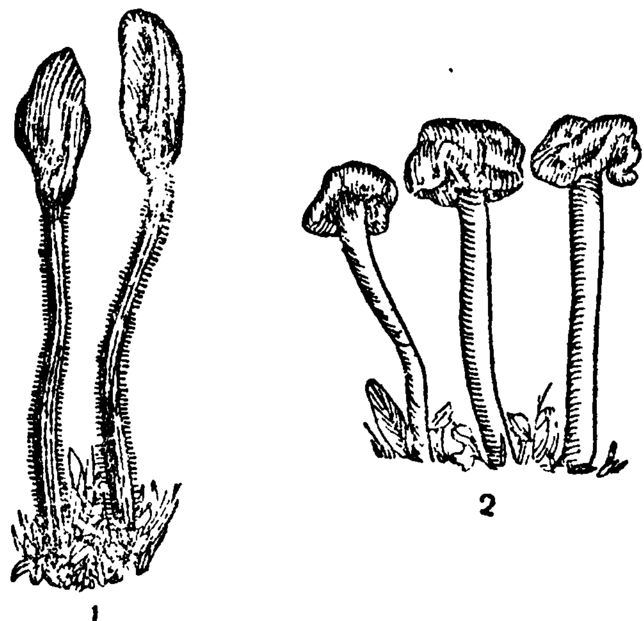


Рис. 218. *1* — Geoglosum hirsutum, *2* — Leotia gelatinosa.

Из подрода Eusclerotinia особенно важны: S. libertiana на очень различных растениях (подсолнечник, георгины, различные овощи, особенно при зимнем их хранении и т. д.), S. trifoliorum — на клевере, S. fuckeliana — на виноградной лозе.

Из других Helotiaceae следует упомянуть Dasyscypha Willkommii, паразит на лиственнице, вызывающий у нее так называемый «рак». Далее, большой род Helotium (около 250 видов), виды которого живут сапрофитно на растительных остатках (главным образом на ветвях, пнях и т. п.).

10. Сем. Mollisiaceae. Сюда относятся 500 видов сапрофитов и паразитов. Отличие от сем. Helotiaceae заключается здесь главным образом в строении перидия апотеция, сложенного у Mollisiaceae из паренхиматических толстостенных темно окрашенных клеток. Представителем может служить Pseudopeziza ribis, паразит смородины. На живых листьях он развивает конидиальные спороношения (типа Gloeosporium), а на перезимовавших уже развиваются апотеции. Сходное развитие имеет Fabraea fragariae — распространенный паразит земляники, вызывающий пятнистость ее листьев (в конидиальном состоянии — Marsonia fragariae). Относительно Fabraea ranunculi (на листьях различных лютиковых) имеются и некоторые цитологические данные: при заложении апотециев (здесь на живых листьях) появляются группами многоклетные с длинными трихогинами архикарпы; антеридиев не развивается (Гусева, 1923).

11. Сем. Geoglossaceae. Около 100 видов преимущественно сапрофитов. Плодовые тела булавовидные или головчато утолщенные на конце. Эта расши-

ренная часть покрыта гимением. Последний у одних представителей залагается гимнокарпно (Geoglossum), а у большинства других — гемиангиокарпно под общей оберткой плодового тела, позднее исчезающей. На ранних стадиях развития плодового тела в ряде случаев наблюдались архикарпы, в виде мало диференцированных воронинских гиф и без антеридиев.

Главнейшие представители: Geoglossum — плодовые тела булавовидные (рис. 218, *1*); Leotia — плодовые тела на вершине несут головку, резко отграниченную от ножки и покрытую гимением (рис. 218, *2*); Spathularia — плодовые тела имеют форму лопаточки; на ней плодущая часть развита с двух противоположных сторон.

ЛИТЕРАТУРА К PEZIZALES

Bagchee, 1925. Cytology of the Ascomycetes, Pustularia bolarioides. Ann. of Bot., v. 39.

Betts E. M., 1926. Heterothallism in Ascobolus carbonarius. Amer. Journ. Bot., v. 13.

Boudier, 1907. Histoire et classification des Discomycètes d'Europe. Paris, 221 p.

Brown, 1910. The development of the ascocarp of Lachnea scutellata. Bot. Gaz., v. 50.

Brown, 1911. The development of the ascocarp of Lachnea scutellata. Bot Gaz., v. 52.

Claussen, 1912. Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten, Pyronema confluens. Zschr. Bot., Bd. 4.

Corner, 1929—31. Studies in the morphology of Discomycetes, I—V. Trans. Brit. Mycol. Soc., v. 14, 15.

Dangeard, 1907. Récherches sur le développement du perithèce chez les Ascomycètes. Le Botaniste, v. 9.

Dangeard, 1907. L'origine du perithèces chez les Ascomycètes. Le Botaniste, v. 10.

Dodge, 1912. Methods of culture and the morphology of the archicarp in... Ascobolus, Bull. Torrey bot. Club, v. 39.

Dodge, 1920. The life history of Ascobolus magnificus. Mycologia, v. 12.

Fitzpatrick, 1918. Sexuality in Rhizina undulata. Bot. Gaz., 65.

Гусева, 1923. О развитии Fabraea ranunculi. Ж. Русского ботанического общества, т. 8.

Harper, 1900. Sexual reproduction in Pyronema confluens. Ann. Bot., v. 14.

Graen., 1931. Ascobolaceae. Trans. Brit. Myc. Soc., v. 15.

Gwynne Vaughan and Williamson, 1930. Contribution to the Study of Humaria granulata. Ann. Bot., v. 44.

Gwynne Vaughan and Williamson, 1931. Contribution to the Study of Pyronema confluens. Ann. Bot., v. 45.

Те же, 1932. The Cytology and Development of Ascobolus magnificus. Ann. Bot., v. 46.—1933. The asci of Lachnea scutellata. Ann. Bot., v. 47.

Те же, 1934. The Cytology and Development of Ascobolus aurora. Ann. Bot., v. 48.

Gwynne Vaughan, 1937. Contribution to the Study Lachnea melaloma. Ann. Bot., v. 51.

Kerl, 1937. Ueber Regenerationsversuche... bei Pyronema confluens. Ztschr. Bot., Bd. 31.

Komarnitzky, 1914. Ueber die Sporenentwicklung bei Verpa bohemica. Ann. mycol., v. 12.

Kosaroff, 1907. Beitrag zur Biologie von Pyronema confluens. Arb. biol. Reichsanst., Bd. 5.

Nannfeldt, 1932. Studien ü. Morph. u. System. der nicht-lichenisierten inoperculaten Discomyceten. Nova Acta Soc. Sci. Upsalensis, Ser. IV, vol. 8.

Ramlow, 1915. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Ascoboleen. Mycol. Zbl., Bd. 5.

Сатина, 1919. Оплодотворение и развитие апотеция Cubonia brachyasca. Журн. Русского ботанического общества, т. 4.

Seaver, 1928. The North-American Cup-fungi (Operculatae). N. Y , 284 pp.

Schweizer, 1923. Ein Beitrag z. Entwicklungsgeschichte... von Ascobolus. Ztschr. Bot., Bd. 15.

Swingle, 1934. Fertilization in Ascodesmis nigricans. Amer. Journ. Bot., v. 21.

Woronin M. S., 1888 и 1900. 1) Ueber Sclerotinia-Krankheit der Vaccinien-Beeren. 2) Ueber Sclerotinia cinerea und Scl. fructigena Зап. Акад. наук, СПБ.

Zimmermann, 1927. Sclerotinia, Monilia, Botrytis, Sammelreferate über Beziehungen zwischen Parasit und Wirtspfl.. Zbl. Bakt. II Abt., B. 69.

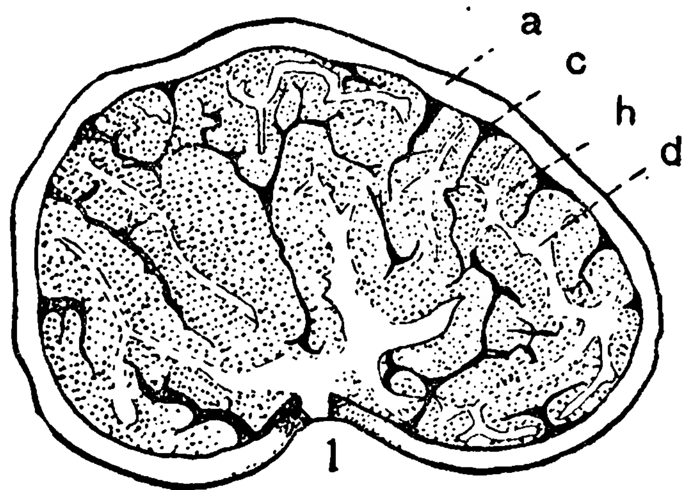
13. ПОРЯДОК TUBERALES

Порядок Tuberales, или трюфелевых, содержит около сотни видов с подземными плодовыми телами, во взрослом состоянии замкнутыми в виде мясистых, иногда довольно крупных клубней (до 1 *кг* весом). При всем несходстве этих образований в готовом состоянии с апотециями типичных дискомицетов, история развития показывает значительные черты близости, как это удалось

установить в сравнительно недавнее время работами главным образом E. Fischer и Бухгольца.

Зрелое плодовое тело трюфеля одето бурой многослойной оболочкой — перидием, а находящаяся под ней внутренняя мясистая ткань имеет как бы мраморный рисунок из чередующихся более светлых и более темных прослоек. Первые получили название внутренних вен (venae internae), а вторые — наружных вен (venae externae). У некоторых видов (Tuber rufum, Tuber excavatum и др.) наружные вены сходятся все к одному пункту — к поверхности плодового тела, где общая оболочка его прерывается, и открываются таким образом наружу (рис. 219, *1*). У других видов (Tuber aestivum и др.) таких пунктов имеется на поверхности несколько. Чередующиеся с наружными венами более плотные внутренние вены отходят от наружных частей под общей оболочкой и загибаются в общем к тому же пункту (или пунктам), где сходятся наружные вены, но кончаются свободно.

Очень молодые стадии развития, например у Tuber excavatum, показывают, что плодовое тело залагается в виде блюдцевидного образования, на вогнутой и несколько складчатой поверхности которого появляются зачатки гимения в виде поверхностного слоя палисадно расположенных гиф — парафиз (рис. 220, *2*). В дальнейшем этот зачаток, находящийся в земле, не может свободно разрастаться в ширину, а при своем росте дает дальнейшие



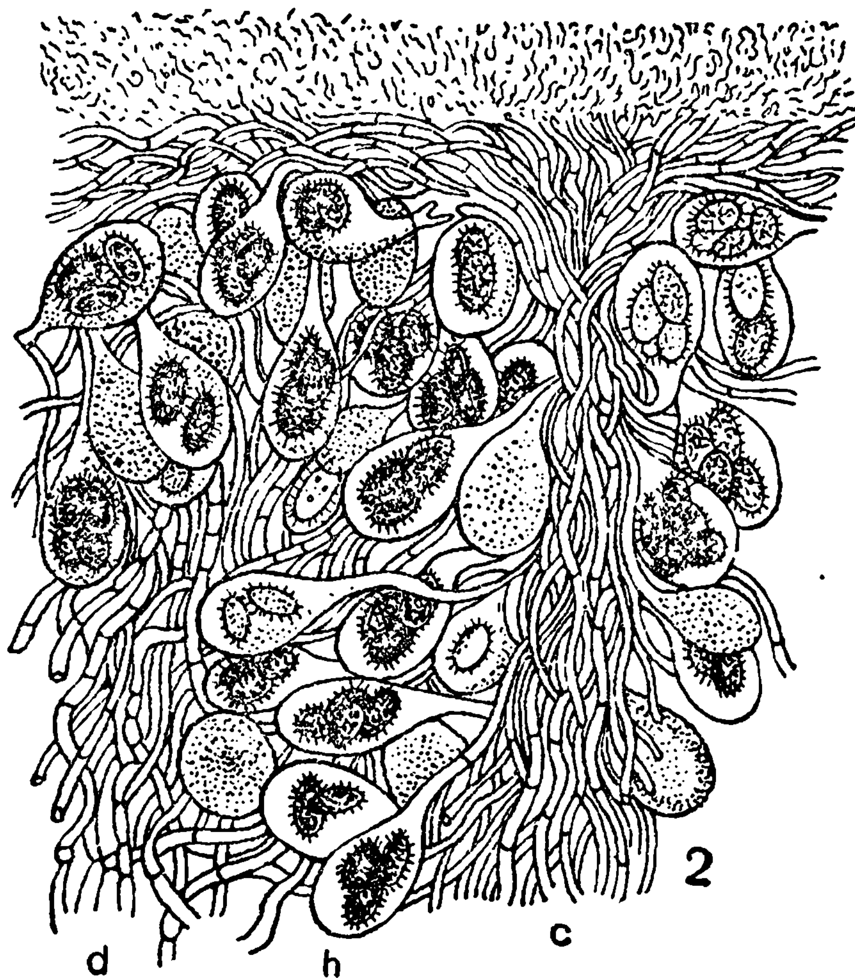


Рис. 219. Tuber rufum: *1* — разрез плодового тела; *a* — перидий, *d* — наружные вены, *c* — внутренние вены, *h* — гимений; *2* — то же при большем увеличении, значение букв такое же.

складки на гимениальной поверхности и смыкает вместе с тем первоначально широко открытое свое устье до узкого отверстия — того пункта, в котором наружные вены открываются наружу. При этом развитии первоначальные складки развиваются в внутренние вены. Покрывающий их гимений сложен первоначально из одних парафиз, которые сильно разрастаются, переплетаются с такими же парафизами, отходящими от противоположной складки, и заполняют промежутки между ними более рыхлой тканью, образуя таким образом наружные вены. На границе между ними и внутренними венами, между основаниями парафиз, развиваются сумки, которые не образуют здесь особенно правильного слоя, имеют более или менее овальные, а не цилиндрические очертания и содержат часто меньше 8 спор вследствие ранней дегенерации некоторых из них (рис. 219, *2*). У Choiromyces при том же первоначальном развитии гимений образуется не на всей поверхности первоначальных складок, а только на более глубоких (основных) участках их, верхние же (дистальные) участки их в дальнейшем вполне срастаются друг с другом, так что venae externae здесь облитерируются. Благодаря этому в зрелом плодовом теле гимений с сумками выстилает замкнутые, не сообщающиеся друг с другом щелевидные полости. С другой стороны, в роде Pachyploeus более сохраняются первоначальные черты строения и на взрослом плодовом теле. Здесь оно сохраняет довольно широкое устье на вершине, в которое открываются все наружные вены, заполненные, как и у Tuber, рыхлой плектенхимой (рис. 220, *1*).

Во всех разобранных примерах заложение гимения происходит по гимнокарпному типу, и они выводятся эволюционно из таких форм, как Rhizinaceae. Несколько иначе происходит развитие у Genea и некоторых других. Здесь гимений залагается гемиангиокарпно под прикрытием сплетения гиф. Затем плодовое тело, разрастаясь, делается блюдцевидным и чашевидным, и несущая гимений поверхность делается вогнутой (рис. 220, *3*, *a*, *b*). Позднее плодовое тело совсем замыкается в полый шар с небольшим отверстием, и внутренняя поверхность его стенки несет гимений, прикрытый со своей морфологически верхней стороны (здесь обращенной к центру плодового тела) первоначальным кроющим сплетением и эпитецием, образованным из верхних концов парафиз. Самый гимений здесь наиболее сохраняет свое дискомицетное строение с цилиндрическими сумками и аскоспорами в них, расположенными в один ряд. У некоторых видов Genea несущая гимений поверхность дает складки, так что получается в готовом состоянии не полое плодовое тело, а отчасти выполненное этими складками. Genea и близкие к ней могут быть выведены из Pezizaceae.

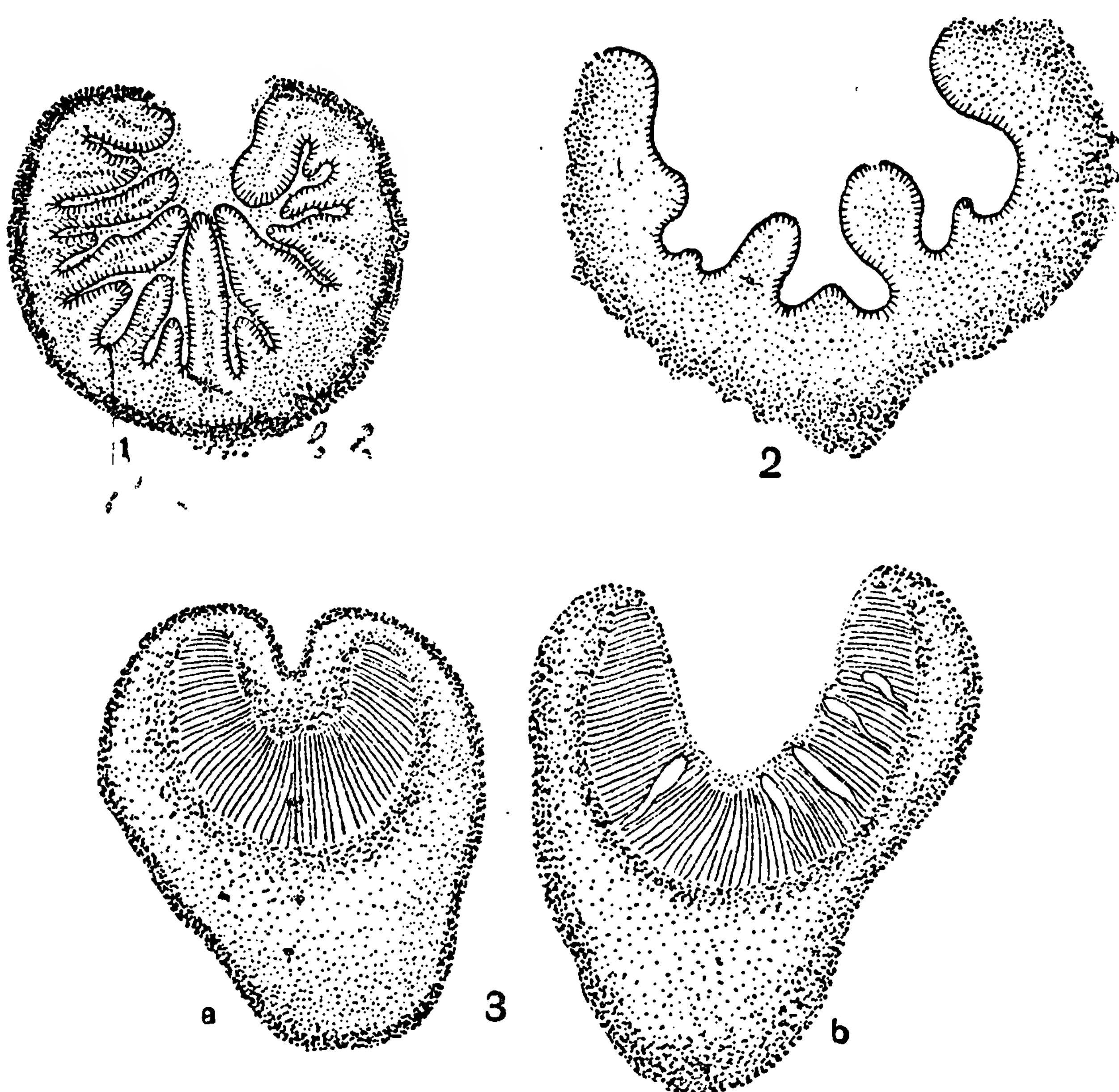


Рис. 220. *1* — разрез молодого плодового тела Pachyploeus; *2* — то же Tuber excavatum; 3 — то же Genea.

Tuberales представляет прекрасный пример влияния условий существования на строение плодового тела. Имеются значительные черты сходства между ними, Terfeziaceae и Elaphomycetaceae (см. стр. 255). Однако это сходство представляет конвергенцию — результат одинаковых условий (подземные плодовые тела). Плодовые тела трюфелевых вторично замыкаются, и сумки развиваются внутри, защищенные от давления почвы общим перидием. Типичный гимений дискомицетов утрачивает у них свои первоначальные черты: сумки теряют свою цилиндрическую форму и правильное расположение. Все это объясняется тем, что гимению здесь не приходится рассеивать свои споры, которые освобождаются при общем разрушении плодового тела под землей или при поедании его животными (особенно роющими грызунами).

Р а с п р о с т р а н е н и е T u b e r a l e s. По распространению Tuberales связаны с древесными породами, где являются, повидимому, обязательными микоризообразователями. В связи с этим споры их прорастают с чрезвычайным трудом, и культура их не удается. Во всяком случае плодовых тел в культуре до сих пор не получено. Это создает большие трудности изучения их истории развития, так как приходится выискивать ранние стадии в естественных местообитаниях между частицами почвы, что представляет большие затруднения. Вследствие этого, хотя трюфелевые издавна привлекали внимание микологов, история развития их изучена далеко не полно. Между прочим, здесь мало данных по самым ранним стадиям и цитологии.

П р а к т и ч е с к о е з н а ч е н и е T u b e r a l e s. Важнейшими представителями Tuberales являются виды Tuber, имеющие высокую ценность как съедобные грибы. Из них особенно важен черный, или французский, трюфель (Tuber brumale var. melanosporum). Он встречается особенно во Франции в дубовых лесах на известковой почве и имеет большое промышленное значение.

Ценится также, хотя и менее, Tuber aestivum, который встречается и у нас на юго-западе и кое-где в Закавказьи. Под Москвой, особенно в окрестностях Загорска, довольно распространен белый трюфель (Choiromyces meandriformis). Его крупные, похожие на картофель, плодовые тела при созревании слегка выступают из земли. Съедобен, но не имеет такой ценности, как Tuber.

ЛИТЕРАТУРА К TUBERALES

Бухгольц Ф. В., 1902. Материалы к морфологии и систематике подземных грибов.
Buchholz, 1908. Zur Entwicklung der Choiromyces-Fruchtkörper. Ann. mycol., v. 6.
Buchholz, 1910. Zur Entwicklungsgeschichte der Balsamienfruchtkörper. Ann. mycol., v. 8.
Fischer E., 1879. Tuberineae. Engl. u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. I, I.
Fischer, 1908. Morphologie der Hypogaeen. Bot. Ztg., Bd. 66.
Mattirolo, 1903. I fungi ipogei italiani. Mem. Acad. Torino, Ser. 2, v. 53.
Schussnig. B., 1921. Ein Beitrag zur Kenntnis der Cytologie von Tuber aestivum. Sitzungsberichte Wiener Akad., Math. nat. kl., B. 130.

Эволюция и филогенетические отношения дискомицетов

Дискомицеты, морфологически характеризуемые строением плодовых тел, развитых в виде апотеция, вместе с тем филогенетически не представляют, по-видимому, вполне однородной группы. В этом отношении они сходны с пиреномицетами, у которых мы также видим довольно четкую морфологическую характеристику при отсутствии полного филогенетического единства (см. стр. 266).

В общем дискомицеты можно рассматривать как дальнейший и наивысший этап эволюции сумчатых грибов, выражающийся наиболее совершенным приспособлением к активному рассеянию аскоспор по мере их созревания. В связи с этим у них выработан гимений, расположенный широким слоем открыто на поверхности плодового тела и ориентированный вверх. Его плотное сложение из узких цилиндрических сумок и нитевидных парафиз между ними обеспечивает, с одной стороны, максимальную продукцию спор на данной поверхности, а с другой стороны, — их активное выбрасывание по мере созревания, так как парафизы поддерживают с боков оболочку сумки, не давая ей раздуваться от возрастающего тургорного давления. Благодаря этому вся сила последнего направлена на верхний свободный конец сумки, где помещаются аскоспоры, всплывающие как более легкие тела (содержание в них масла) в жидком содержимом сумки. При наступающем, наконец, разрыве сумковой оболочки на вершине содержимое сумки с силой выпрыскивается, и аскоспоры подбрасываются кверху на 10 *см* и даже более. После этого пустая сумковая оболочка спадается, и на ее место начинают врастать снизу новые сумки. Благодаря такой повторности их образования, конечно, значительно увеличивается продукция аскоспор на данной поверхности. С этой стороны дискомицеты, часто отличающиеся также и более крупными размерами плодовых тел, далеко превосходят других аскомицетов. Поэтому количество аскоспор, образуемых на одном плодовом теле, здесь нередко измеряется миллионами (например у крупных пециц или сморчков).

Таким образом, открытое положение гимения наиболее обеспечивает максимальную продукцию и активное рассеяние аскоспор по мере их созревания. Однако такое положение представляет вместе с тем некоторые опасности повреждения гимения во время его развития. Оно устраняется отчасти тем, что гимений залагается сначала только из парафиз, а наиболее важные органы его — сумки лишь позднее, по мере созревания, придвигаются снизу, достигая своими концами верхней границы гимения только к моменту почти полной зрелости. Для этих же целей защиты молодых сумок служит также нередко образуемый из концов парафиз эпитеций. Наконец, во многих случаях молодой гимений защищен еще более массивными тканями самого плодового тела в виде специально кроющего слоя (у Phacidiales и Hysteriales) или в виде общей ткани его, когда плодовое тело в молодости замкнуто (у многих Pezizales). Такое гемиангиокарпное развитие гимения, возможно, унаследовано некоторыми группами дискомицетов от их предков, близких к пиреномицетам.

Если теперь обратиться собственно к филогенетическим отношениям дискомицетов, то нужно прежде всего отметить, что у них намечаются довольно близкие и, повидимому, родственные связи с пиреномицетами. Даже самая граница между этими разделами довольно условна и определяется различно разными авторами. Например, Гейман (1926) помещает Hysteriales среди пиреномицетов, а Hemisphaeriales среди дискомицетов, а у нас имеется как раз обратное размещение этих порядков. Во всяком случае это указывает на неясность границы.

Hysteriales, повидимому, и филогенетически связываются с пиреномицетами, в частности с Sphaeriales, с которыми они сближаются по наличию темного пигмента, а также некоторыми переходными формами, как упомянутые Lophiostomaceae с их щелевидным отверстием перитеция (см. стр. 292). Таким образом, апотеций Hysteriales, повидимому, филогенетически выводится из перитеция. Однако нам кажется более правильным все-таки помещать этот порядок среди дискомицетов, так как он представляет дальнейший этап эволюции сумчатых грибов, выразившийся в развитии гимения.

Аналогичный ход эволюции замечается также в порядке Phacidiales. Повидимому они связываются филогенетически с Hemisphaeriales. Строение перитеция некоторых представителей последних (например, Microthyrium) с радиально построенным кроющим слоем довольно сходно с тем, что считается характерным для Phacidiales, кроющий слой которых разрывается радиальными трещинами. С другой стороны, имеются переходные формы между Hysteriales с их вытянутыми апотециями и Phacidiales, апотеции которых имеют в общем округлое радиальное строение. Повидимому, между этими двумя порядками также имеются родственные отношения. Имеются они, как кажется, и между Pezizales и Phacidiales. Поэтому вероятно, что порядок Phacidiales должен рассматриваться как филогенетически сборный.

Что касается, наконец, Pezizales, то положение этого важнейшего порядка дискомицетов весьма неясно. По сложению плодовых тел, имеющих в основном мясистую консистенцию, они напоминают Hypocreales. Однако каких-либо родственных связей с ними здесь не замечается. Возможно, что здесь имеется только совпадение. С другой стороны, среди низших сумчатых грибов известен упомянутый выше (стр. 249) Ascocorticium. По общему сложению слабо развитого плодового тела со слоем сумок на его поверхности он напоминает простейших Pezizales (сем. Pyronemaceae). К сожалению, Ascocorticium совершенно не изучен со стороны истории развития и цитологии. Поэтому нельзя судить о том, представляет ли он примитивную форму или редуцированную, происшедшую из высших дискомицетов. В первом случае он мог бы, может быть, рассматриваться как исходная форма для эволюции Pezizales. Однако нужно указать, что промежуточных форм в этом направлении неизвестно.

Если так неясно положение порядка Pezizales в целом, то взаимоотношения семейств, входящих в его состав, кажутся яснее. Две группы их, Operculatae и Inoperculatae, отличаются друг от друга не только по способу открывания сумки (крышечкой у первых и разрывом на вершине у вторых), но и целым рядом других свойств. Так, у Operculatae мало развито бесполое размножение, почти совершенно отсутствуют паразитные формы, плодовые тела имеют довольно простое анатомическое строение, гимений не прикрыт особым эпитецием, образованным из концов парафиз. Inoperculatae отличаются противоположными этому признаками. У них обильно представлено бесполое размножение, много паразитных форм, апотеций у некоторых более сложного анатомического строения с особым толстостенным перидием (у Mollisiaceae), у многих имеется хорошо выраженный эпитеций. Нужно думать, что обе указанные группы представляют самостоятельные эволюционные ряды, показывающие вместе с тем значительный параллелизм в развитии. Высшие представители их, как Helvellaceae среди Operculatae и Geoglossaceae среди Inoperculatae довольно сходны по строению плодовых тел, показывающих диференцировку на стерильную ножку и плодущую шапочку. Однако это сходство, повидимому, не есть результат непосредственной близости указанных двух семейств, а указывает только

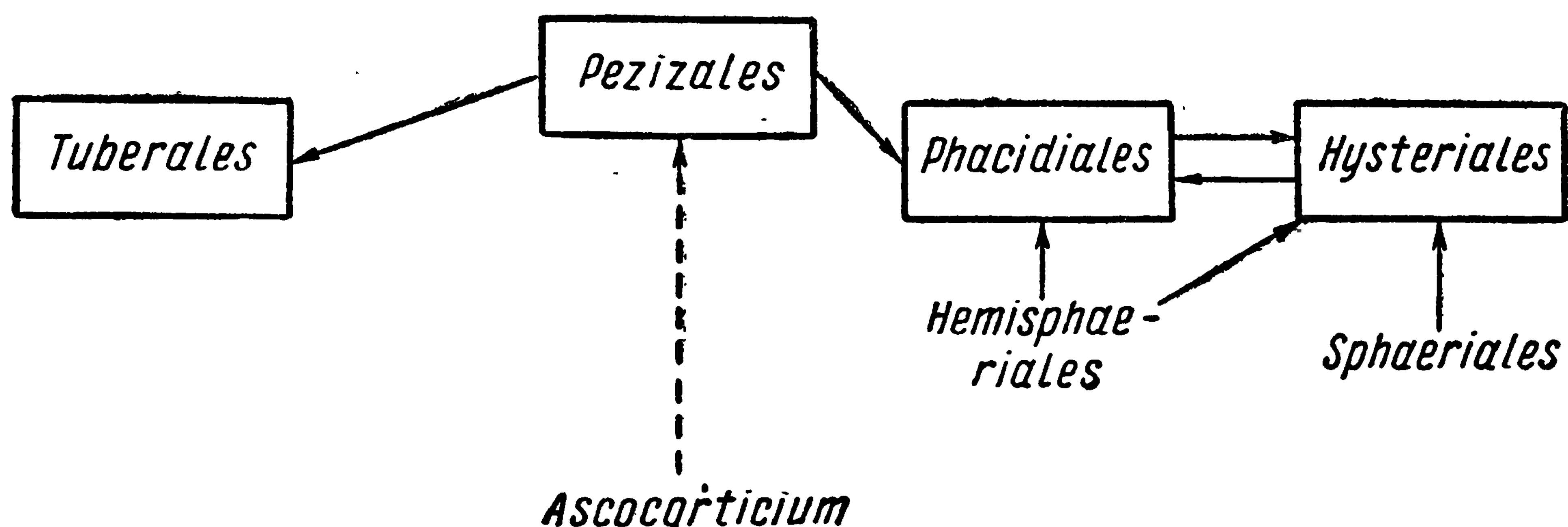
на одинаковый уровень достигнутой ими эволюции в двух разных рядах. Наиболее примитивным семейством Operculatae нужно считать Pyronemaceae, с их с самого начала открытым гимением и слабо развитым гипотецием. В этом последнем отношении зачаточное плодовое тело Ascodesmis напоминает даже Gymnoascaceae (см. стр. 296). Вместе с этой общей примитивностью Pyronemaceae наиболее сохранили первоначальный половой процесс и типичное строение половых органов.

От Pyronemaceae выводятся Ascobolaceae, Pezizaceae и, может быть, Rhizinaceae. Во всех этих семействах плодовые тела более развиты, гимений залагается под прикрытием кроющего слоя и половой процесс показывает различные степени редукции, заменяясь у очень многих представителей различными формами апогамии (см. стр. 43). Наиболее развито среди них семейство Pezizaceae, которое можно рассматривать как прямой прогрессивный ряд, идущий от Pyronemaceae. Наконец, повидимому, из Rhizinaceae дальше выводятся Helvellaceae. По расчленению плодового тела последние стоят выше всех других Operculatae и вместе с тем, повидимому, дальше других зашли в своей апогамии.

Аналогичную эволюцию можно подметить и у Inoperculatae, начиная от Patellariaceae и до сморчковидных Geoglossaceae. Однако в подробностях она различно толкуется разными авторами.

Наконец, Tuberales представляют последний из порядков, примыкающих к дискомицетам. Филогенетически они довольно ясно выводятся из Pezizales. Особенности строения зрелых плодовых тел Tuberales носят ясно приспособительный характер и объясняются подземным развитием их.

Изложенные соображения о филогенезе дискомицетов могут быть иллюстрированы нижеследующей схемой.



Необходимо признать, что принятая здесь система дискомицетов, так же как и пиреномицетов, может возбуждать в ряде моментов сомнение относительно ее филогенетической значимости. Поэтому многие новейшие микологи-систематики (Theissen, Petrak, Arnaud, Nannfeldt и др.) делают попытки в корне пересмотреть систему сумчатых грибов. Однако предлагаемые ими новые системы не разработаны в подробностях и не совсем согласны друг с другом. Как пример их можно указать на систему Nannfeldt (1932). Он делит прежде всего плодосумчатые грибы на три эволюционных ряда: Plectascales, Ascoloculares и Ascohymeniales. Первые в общем соответствуют по своему объему обычным представлениям об этой группе. Ascoloculares охватывают такие группы, как Myriangiales, Dothideales, Mycosphaerellaceae, Hemisphaeriales и некоторые другие. Наконец, Ascohymeniales охватывают большинство дискомицетов и пиреномицетов.

Наиболее оригинальна в этой системе группа Ascoloculares. Центральное место в ней для филогенетических построений автора занимают Myriangiales. Он выводит из их loculi плодовые тела и других относящихся сюда групп, рассматривая их оболочки как остатки сохранившейся стромы Myriangiales. Такие взгляды вряд ли можно считать хорошо обоснованными. Прежде всего для этого отсутствуют данные по истории развития Myriangiales, а между тем вопрос

о возможных гомологиях их loculi не может быть решен без знания их происхождения (происходят ли они каждый из особого архикарпа или все из одного). Далее, довольно произвольным кажется толкование оболочек отдельных перитециев как остатков стромы. Также и объединение большинства дискомицетов и пиреномицетов хотя и имеет, может быть, некоторые филогенетические основания, но практически вряд ли удобно.

Поэтому, сознавая известную условность старой систематики аскомицетов, мы все-таки предпочитаем здесь придерживаться в основном ее, так как она более разработана и на ней построены большие систематические сводки, которыми каждому приходится пользоваться для справок и т. п.

Глава четвертая

4. КЛАСС BASIDIOMYCETES. БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ, ИЛИ БАЗИДИОМИЦЕТЫ

К базидиомицетам относится более 20 тысяч видов. Подобно тому как другая большая группа высших грибов, аскомицеты, характеризуется наличием сумки как основного спороношения, так базидиомицеты характеризуются базидией. Последняя развивается на диплоидном мицелии и в молодости содержит, как и сумка, два ядра (дикарион), которые затем сливаются. Выше уже было указано на гомологию сумки и базидии (стр. 10). В соответствии с этим и эволюция обеих указанных групп, происходящая на основе гомологичных спороношений, показывает значительные черты параллелизма. Основные различия между аскомицетами и базидиомицетами могут быть вкратце сформулированы следующим образом:

1. У аскомицетов морфологически основное спороношение (сумка) образует эндогенные споры (аскоспоры), а у базидиомицетов морфологически основное спороношение (базидия) образует экзогенные споры (базидиоспоры).

2. У аскомицетов сумки развиваются в типе в результате оплодотворения в виде слияния особо диференцированных половых органов, хотя у многих настоящее оплодотворение утрачивается и заменяется различными формами апогамии. У базидиомицетов первоначальное оплодотворение и половые органы полностью утрачены, и развитие идет исключительно апогамно.

3. У аскомицетов, как правило, в цикле развития преобладает гаплоидная фаза, представленная вегетативным мицелием, различными конидиальными спороношениями на нем и главной массой сплетения гиф, образующих аскокарп. Диплоидная фаза у них представлена только аскогенными гифами, заключенными в ткани плодового тела и питающимися на счет гаплоидной ткани последнего. У базидиомицетов гаплоидная и диплоидная фазы представлены в виде двух самостоятельных мицелиев. При этом более развита диплоидная фаза, представленная мощно развитым вегетативным мицелием, иногда конидиальными спороношениями на нем и всем базидиальным плодовым телом (отличие от аскокарпа сумчатых грибов, где плодовое тело в большей своей части гаплоидно). Что касается гаплоидной фазы базидиомицетов, то она в типе представлена в виде особого мицелия, но развита значительно слабее, а во многих случаях сильно сокращена и даже полностью выпадает (гаплоидными остаются только молодые базидиоспоры).

Развитие базидии происходит следующим образом. Она берет начало из клетки с двумя ядрами (дикарион), занимающей вершину такой же дикариофитной (с двуядерными клетками) гифы. Нужно сказать, что у большинства базидиомицетов такие диплоидные дикариофитные гифы, кроме особенности своего ядерного аппарата, отличаются еще наличием пряжек — особых маленьких клеток, лежащих сбоку против поперечных перегородок (рис. 221). На рис. 221, *1* как раз изображено начало такой пряжки в виде небольшого бокового выроста. Вскоре после его образования оба ядра дикариона одновременно делятся, причем оси делений лежат на одном уровне и вдоль клетки (рис. 221, *3*). Из получившихся четырех ядер два отходят кверху, одно попа-

дает в вырост пряжки и одно отходит в нижнюю часть клетки. Затем делится и самая клетка поперечной перегородкой, расположенной немного ниже отхождения зачатка упомянутой пряжки. В результате этого верхняя клетка, представляющая материнскую клетку базидии, получает два несестринских ядра, или дикарион, нижняя же клетка, или клетка-ножка, получает только одно ядро, так как второе попадает в вырост пряжки (рис. 221, *4*). В дальнейшем этот вырост отделяется перегородкой от основания материнской клетки базидии; вершина его, загибаясь книзу, прирастает к клетке-ножке и через образующееся отверстие отдает ей свое ядро (рис. 221, *5*). Благодаря этому клетка-ножка восстанавливает двуядерность, свойственную диплоидной фазе, и делается способной к дальнейшему развитию, прорастая в новую ветвь (рис. 221, *5*) с таким же развитием базидии на ней. Что касается материнской клетки базидии, то ее дикарион сливается в одно диплоидное ядро (рис. 221, *6*), и последнее делится обыкновенно дважды, причем происходит редукция числа хромосом, так что в молодой базидии получаются четыре гаплоидных ядра (рис. 221, *7*). В это время на вершине базидии появляются четыре выроста, которые, вздуваясь на конце, развивают каждый по базидиоспоре. В каждую из них через узкий канал ножки или стеригмы протискивается по одному гаплоидному ядру. По созревании базидиоспоры с известной силой отбрасываются от своих стеригм (см. стр. 121).

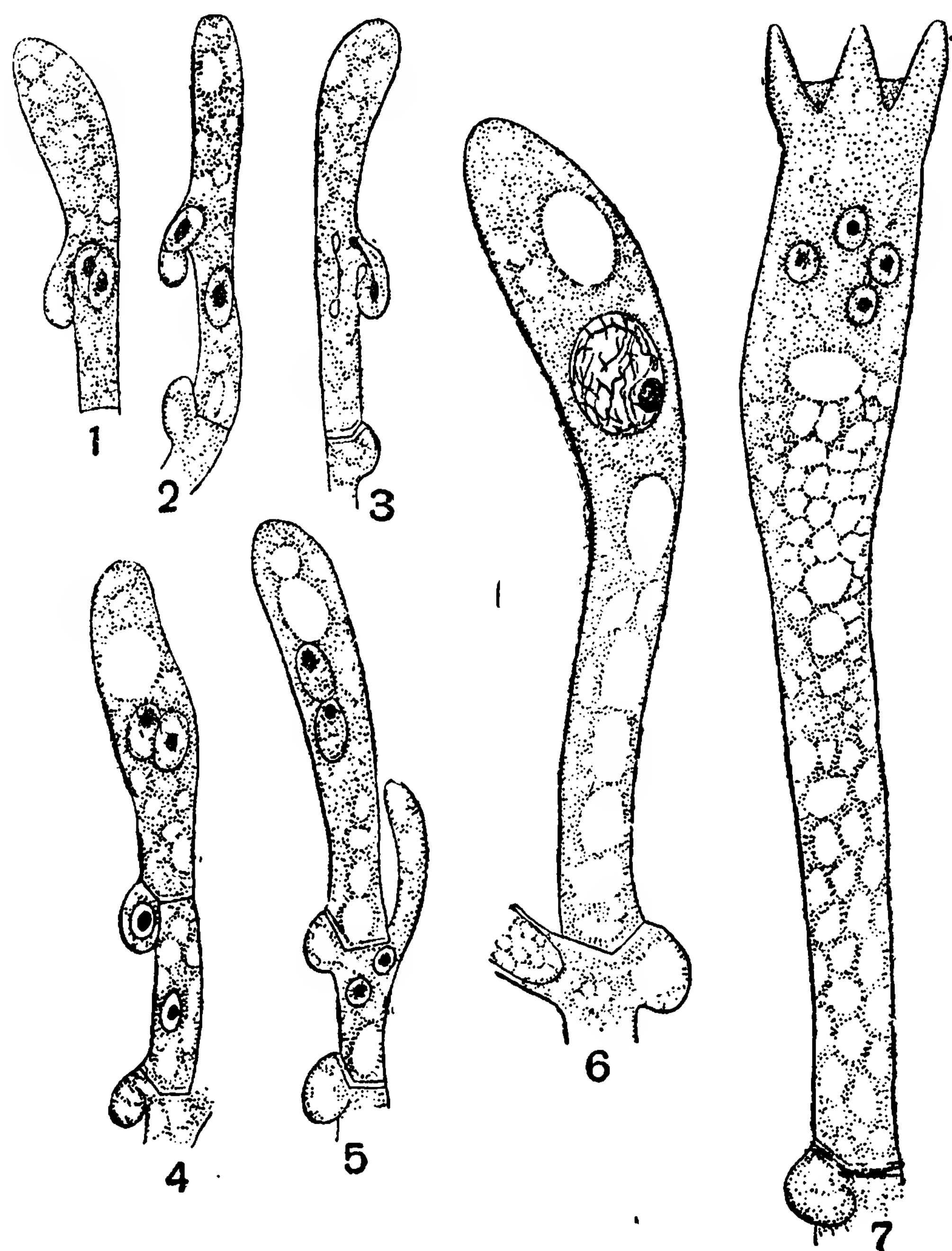


Рис. 221. Развитие базидии гименомицета: *1* и *2* — материнская клетка базидии; *3* — одновременное деление ее двух ядер, одно из дочерних попадает в зачаток пряжки; *4* — верхняя клетка — молодая базидия — содержит два ядра, клетки пряжки и ножка — по одному ядру; *5* — переход ядра из пряжки в клетку ножки; *6* — два ядра базидии слились в одно; *7* — копуляционное ядро дважды разделилось, на вершине базидии — зачатки стеригм.

Если сравнить эту историю развития базидии с тем, что было указано относительно сумки, то получится значительное сходство. Кончик крючка аскогенной гифы соответствует пряжке. Они сходны не только по положению, но и по тому, что получают тот и другая по одному ядру и отдают его клетке-ножке. Также сходны материнские клетки сумки и базидии. Они получают по два ядра (дикариона), которые сливаются в одно диплоидное, и последнее делится затем редукционным путем (рис. 222). Правда, в сумке большей частью происходит три деления и получается восемь гаплоидных ядер, а в базидии только четыре, но это различие не строго постоянно, так как известны сумки, в которых имеется только два деления ядра, и базидии, в которых происходит три деления. Единственное постоянное отличие состоит в том, что аскоспоры образуются эндогенно, а базидиоспоры экзогенно, как это видно из схемы на рис. 223.

В подробностях строение и развитие базидий может быть различным. Прежде всего различают х о л о б а з и д и и и ф р а г м о б а з и д и и. В первом случае базидия остается неразделенной одноклеточной, а во втором вслед за делением копуляционного ядра и сама она разделяется или поперечными перегородками на четыре друг за другом расположенные одноядерные клетки, или продольными перегородками на четыре клетки, расположенные на одном уровне. Каждая из этих четырех клеток развивает уже только по одной базидиоспоре (рис. 224).

Кроме указанного различия, холобазидии и фрагмобазидии отличаются еще и ходом своего развития. Первые формируются полностью из происходящей их материнской клетки. В ней происходит кариогамия, деление копуляционного ядра и, наконец, на вершине образуются только тонкие стеригмы, несущие на концах базидиоспоры. Фрагмобазидии имеют более сложное развитие. В них можно различить две части: гипобазидию и эпибазидию. Первая, как и холобазидия, формируется прямо из материнской клетки. В ней также происходит кариогамия, а часто также и деление копуляционного ядра. Что же касается эпибазидии, то она представляет вторичный вырост на гипобазидии, отсутствующий в типичных холобазидиях. Лишь на концах этих выростов образуются тонкие стеригмы с базидиоспорами. Параллельно с этим в большинстве случаев происходит деление всей базидии, т. е. она делается фрагмобазидией. Однако последнее происходит не всегда. Например, у Dacryomycetales две толстые ветви на вершине цилиндрической базидии представляют по развитию эпибазидию, однако, деления на клетки здесь не происходит, так что формально все образование может называться холобазидией, хотя и отличается от нее по своему развитию (рис. 224, *c*). Ввиду этого предлагается иногда вместо термина фрагмобазидия другой — гетеробазидия, охватывающий все случаи с указанным более сложным развитием, независимо от того, останется ли в конце концов все образование одноклеточным (как у Dacryomycetales) или делается многоклеточным (как у Tremellales и др.).

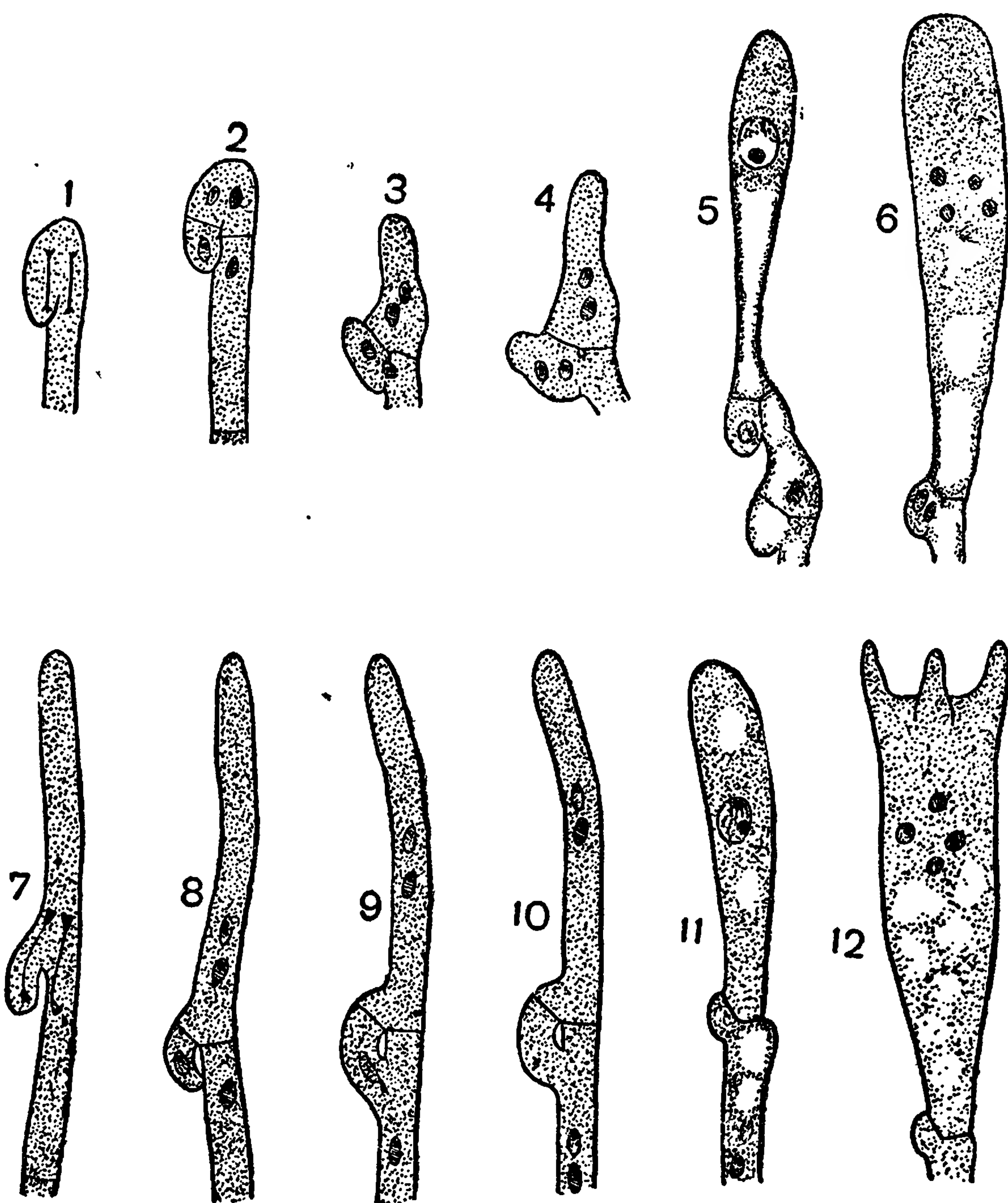
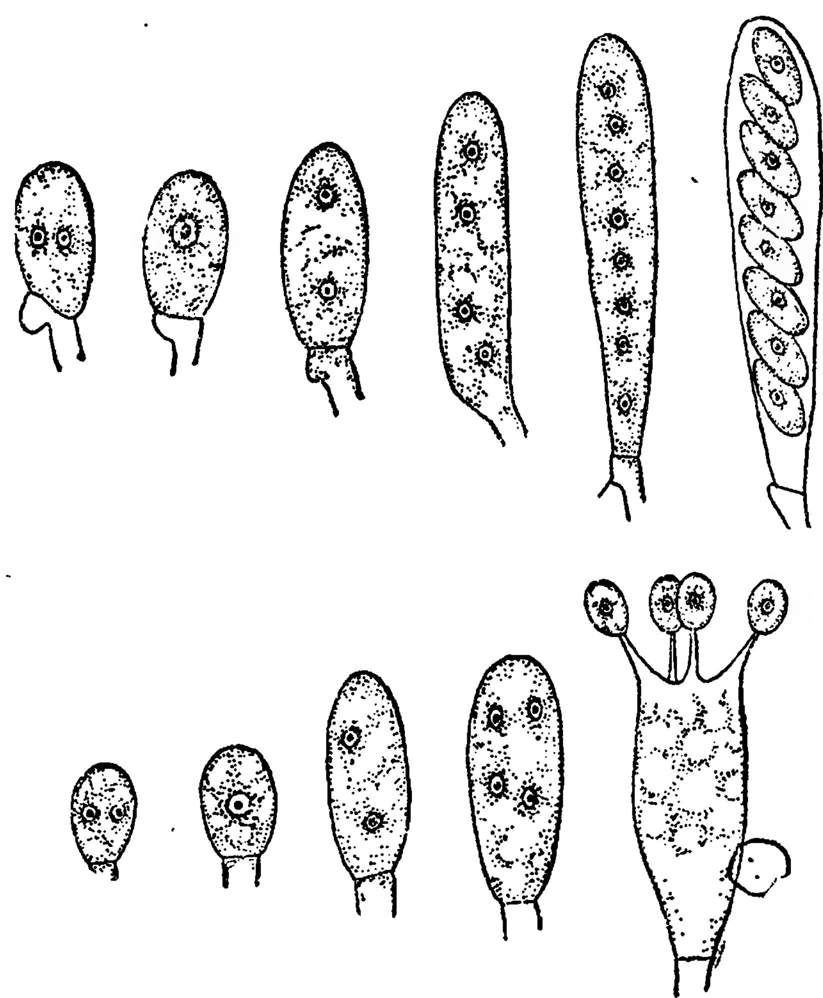


Рис. 222. Параллелизм крючков на аскогенных гифах с развивающимися на них сумками *(1—6)* и пряжек диплоидного мицелия с базидиями *(7—12)*; схема.


Рис. 223. Схема развития сумки (верхний ряд) и базидии (нижний ряд).

Указанные различия в строении и развитии базидии имеют наибольшее значение и кладутся в основу для разделения всего класса грибов на два подкласса. В свою очередь они могут формулироваться несколько различно: Holobasidiomycetes и Phragmobasidiomycetes, если в основу полагается формальный признак одноклетности или многоклетности базидии. Если же за основу взять историю развития базидии и отсутствие или наличие эпибазидии, то название второго подкласса может быть заменено на другое: Heterobasidiomycetes. При этом объем его оказывается несколько шире, чем Phragmobasidiomycetes (в него входят и формы с неразделенной базидией, как

у Dacryomycetales). Хотя второй принцип, повидимому, более отражает филогенетические отношения, но практически чаще применяется первый, т. е. производят деление базидиомицетов на Holobasidiomycetes и Phragmobasidiomycetes, как более наглядное.

Менее существенно расположение базидиоспор. У большинства представителей они располагаются на вершине базидии на одном уровне. Такие базидии называются акроспоровыми. Они типичны для большинства холобазидий, особенно у гименомицетов, где базидиоспоры по созревании активно отбрасываются, а также для некоторых фрагмобазидий, разделенных продольными перегородками (у Tremellales, рис. 224, *2 a*). В других случаях базидиоспоры располагаются по бокам базидии на разных уровнях. Такие базидии называются плевроспоровыми. Они встречаются у немногих холобазидиомицетов, с замкнутыми плодовыми телами, где активного отбрасывания базидиоспор не имеется (рис. 224, *1 b*), а также у тех фрагмобазидиомицетов, базидия которых разделена на клетки, расположенные друг над другом (рис. 224, *2 b*).

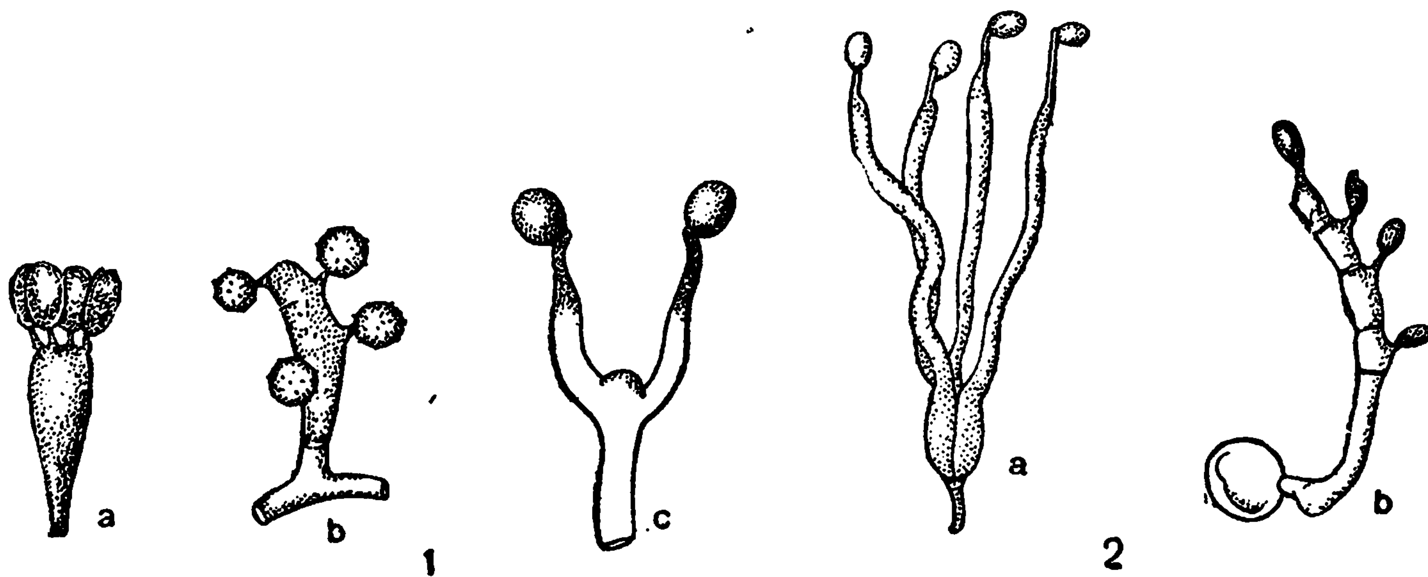


Рис. 224. Базидии: *1* — холобазидии: *a* — Coprinus (акроспоровая); *2* — Tulostoma (плевроспоровая); *c* — Dacryomyces (двуспоровая); *b* — фрагмобазидии: *a* — Tremella (вдоль разделенная); *b* — Endophyllum (поперек разделенная склеробазидия).

Число базидиоспор — четыре — также типично для базидий, как восемь аскоспор для сумок. Однако из этого правила известно немало исключений. Известны односпоровые базидии (у Pistillaria maculicola); значительно чаще встречаются двуспоровые (например у культурного шампиньона или у Dacryomycetales (рис. 224, *1 c*). Наконец, известны базидии с числом спор больше чем четыре. Например, у Cantharellus cibarius обыкновенно шесть спор на базидии, у Corticium coronatum, Tilletia tritici — весемь, а у близкого к Tilletia другого представителя головневых, Neovossia, — их несколько десятков (см. рис. 277, *5*).

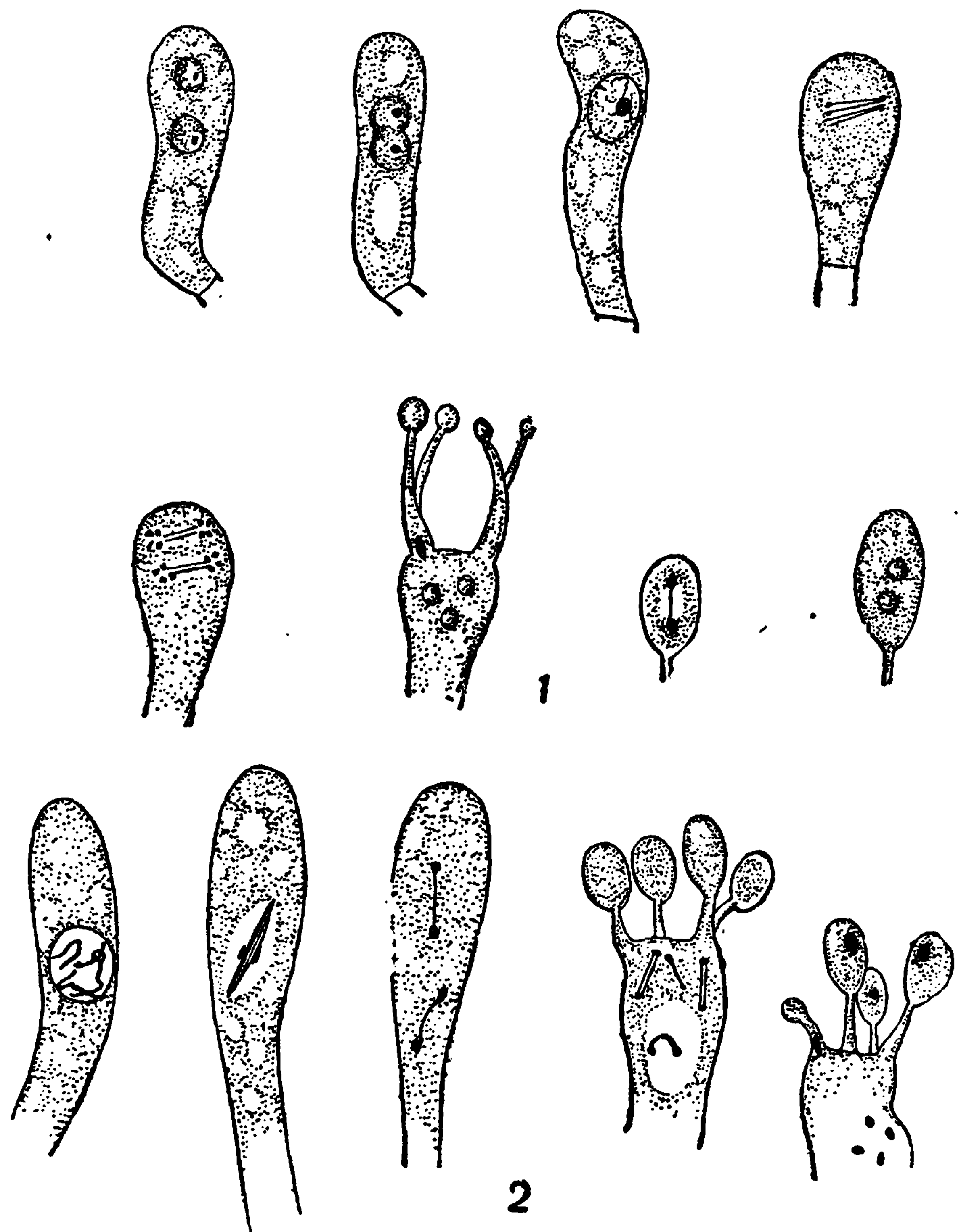


Рис. 225. Развитие базидий: *1* — Hypochnus (хиастобазидиальный тип); *2* — Cantharellus cibarius (стихобазидиальный тип).

В случаях двуспоровых базидий установлено, что при их развитии копуляционное ядро большей частью делится, как обычно, два раза и даже иногда три раза (например у Clavaria cristata и Cl. rugosa). Дальнейшая судьба получившихся четырех или даже восьми гаплоидных ядер в базидии различна

в разных случаях. У двуспоровых видов Clavaria, Stilbum carneum и Dacryomycetales два ядра переходят по одному в каждую спору, а остальные дегенерируют в базидии. У Hydnangium carneum и культурного двуспорового шампиньона каждая базидиоспора получает по два ядра [1].

В случаях многоспоровых базидий, конечно, должно быть больше двух делений копуляционного ядра, что фактически установлено, например, у Tilletia, где копуляционное ядро делится три и даже четыре раза, образуя до 16 ядер в базидии. Следует отметить, что у некоторых базидиомицетов, имеющих обычно четырехспоровые базидии, тем не менее в них образуется восемь ядер, из которых далее функционируют только четыре (Cantharellus, некоторые Clavaria и др.).

Далее, имеются различия в самом расположении ядерных делений в развивающейся базидии. У большинства оси первого и большей части второго деления расположены поперек, а у некоторых вдоль базидии. Первые называются хиастобазидиальными, а вторые — стихобазидиальными[2] (рис. 225).

Наконец, последней особенностью, которую здесь надлежит отметить, является то, что в некоторых случаях базидия развивается из толстостенной клетки, имеющей большей частью значение покоящейся споры. Базидии этого последнего типа называются склеробазидиями. Они типичны для некоторых групп фрагмобазидиомицетов (Ustilaginales, Uredinales).

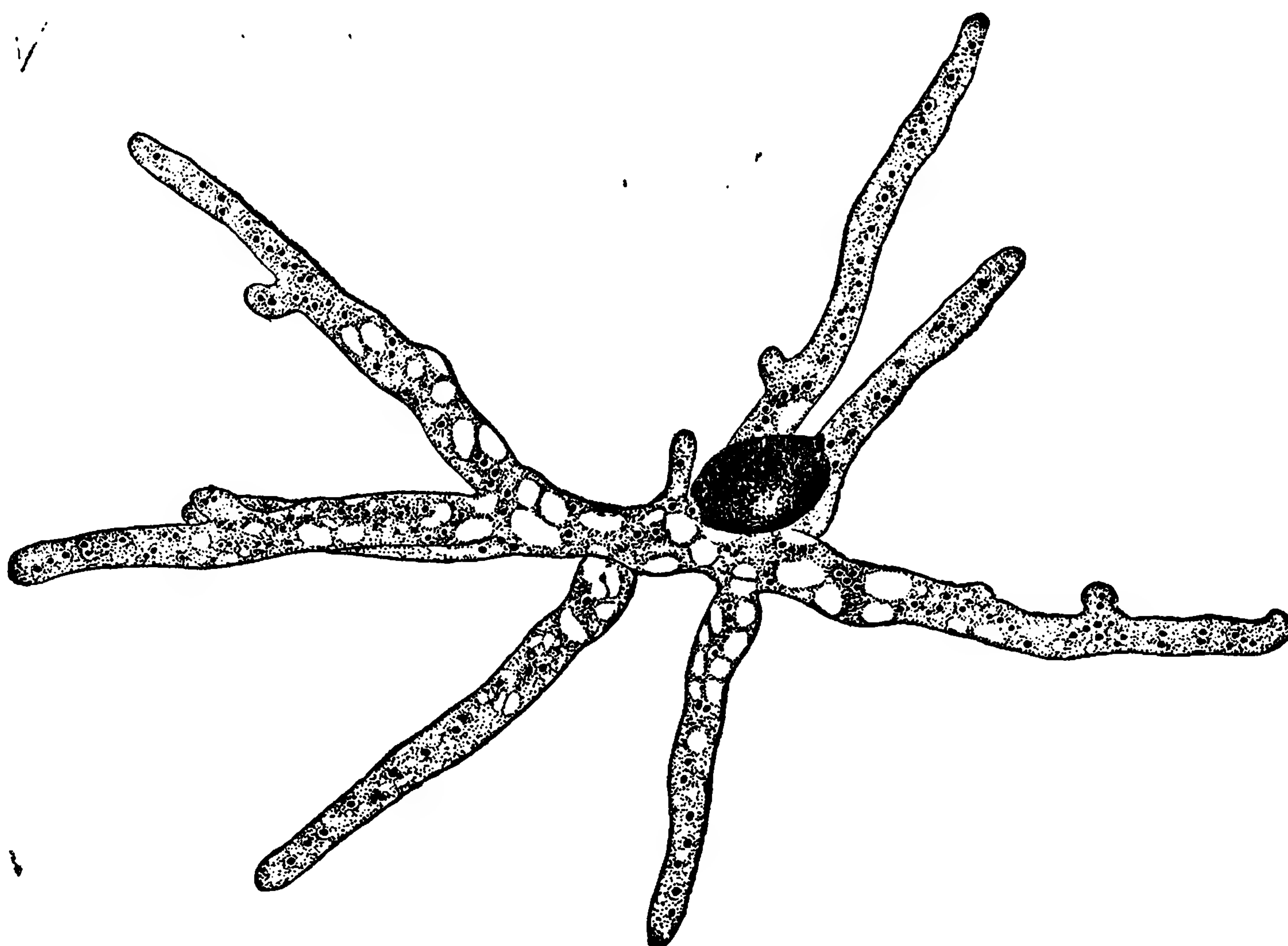


Рис. 226. Прорастание базидиоспоры Coprinus с образованием многоядерных гиф, не разделенных на клетки.

Базидиоспоры всегда одноклетны и большей частью одноядерны. Лишь у немногих представителей они оказываются первично двуядерными, как это было указано выше. Более часто встречается вторичная двуядерность базидиоспор, когда последние, будучи сначала одноядерными, делаются затем, еще сидя на базидии, двуядерными вследствие деления первоначального ядра. Это наблюдается, например, у многих гастеромицетов или у Hypochnus terrestris.

По форме базидиоспоры чаще всего округлые или овальные, редко нитевидно вытянутые, как у Tilletia и некоторых других. Оболочка их в одних случаях бывает тонкой и бесцветной, в других — окрашенной, более толстой и с различной «скульптурой» на поверхности в виде шипиков и т. п. Окрашенная оболочка часто состоит из двух слоев: наружного (экзоспорий), содер-

---

[1] Такие первично двуядерные споры в некоторых случаях оказываются гомоталличными в отличие от гетероталличных четырехспоровых рас, где каждая спора получает по одному ядру. Например, это установлено у Naucoria semiglobata и Galera tenera (Sass, 1929). Аналогичное явление наблюдается и у сумчатых грибов, например, у четырехспоровых и восьмиспоровых Neurospora (см. стр. 50).

[2] Многие стихобазидиальные базидиомицеты имеют вместе с тем третье деление ядер в базидии, что напоминает нормальное развитие сумки. Поэтому некоторые авторы (Juel, Maire, Gäumann) рассматривают этот тип как примитивный, объединяя имеющие его виды (различного внешнего строения) в группу Cantharellales, из которой уже выводятся более высоко диференцированные группы.

жащего пигмент, и внутреннего (эндоспорий) бесцветного. У некоторых представителей с двойной споровой оболочкой различается особая ростковая пора. Она расположена на дистальном конце споры и образуется вследствие недоразвития в этом месте экзоспория (например у шампиньона).

Прорастают базидиоспоры большей частью прямо мицелием, реже почкованием или образованием вторичных конидий (рис. 272,*2*), которые лишь позднее развивают нитчатый мицелий.

У некоторых простейших базидиомицетов базидиоспоры при прорастании получают перегородки, делящие их на несколько клеток. Из них каждая прорастает, развивая обыкновенно вторичные почкующиеся конидии. Такой способ прорастания базидиоспор характерен для Dacryomycetales, Tremellales и Auriculariales, которые даже объединяются иногда по этому признаку в особую группу Phragmosporeae.

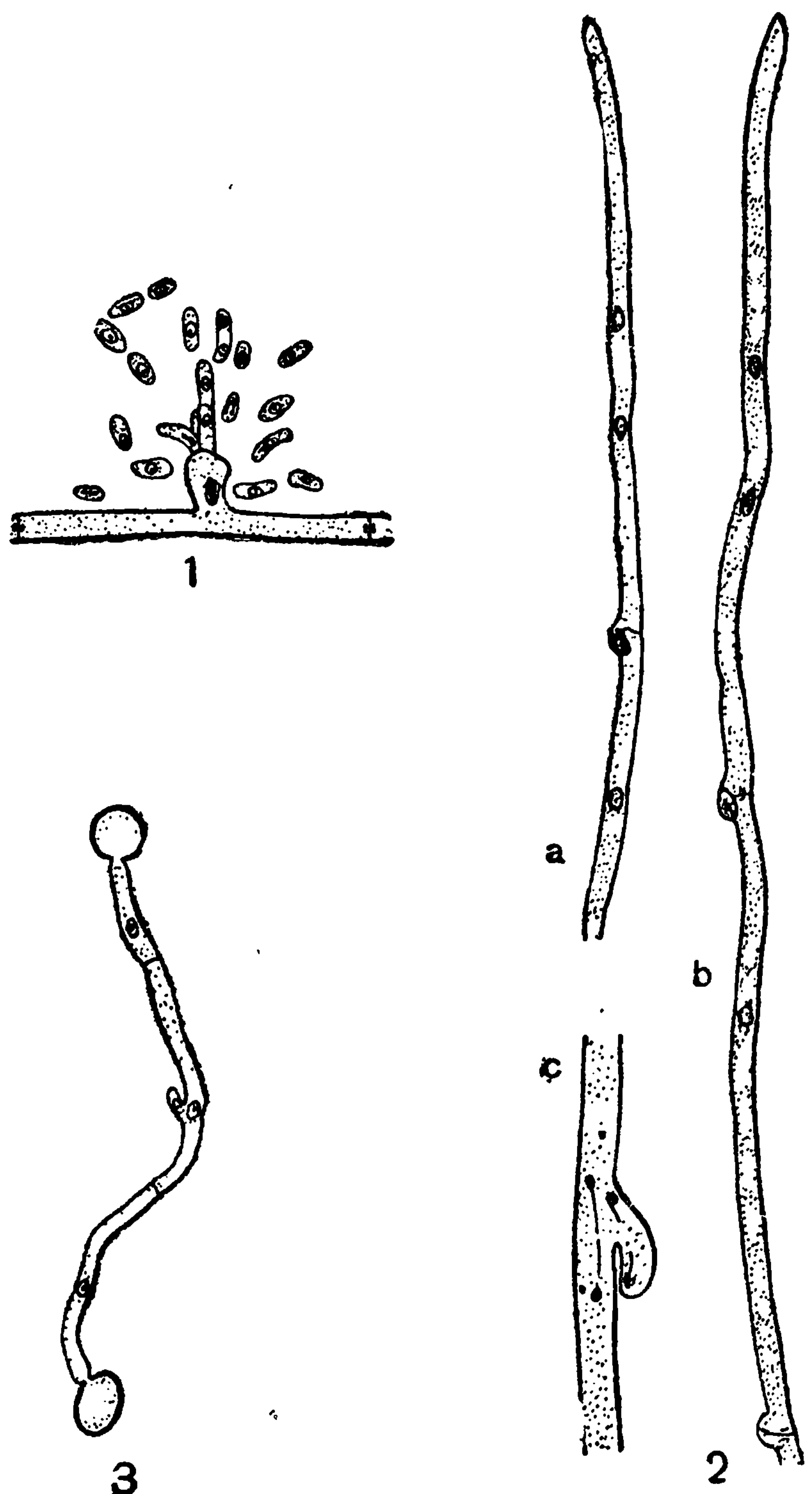


Рис. 227. *1* — Coprinus fimetarius, часть гаплоидной гифы с оидиями; *2* — *a*, *b*, *c* — Corticium, диплоидные гифы с пряжками; *3* — Corticium serum, возникновение диплоидной клетки (с зачатками пряжки) из места анастомоза двух молодых гаплоидных гиф.

Так как базидиоспора содержит гаплоидное ядро, получившееся в результате редукционного деления в базидии, то она начинает гаплоидную генерацию, в виде вырастающего из нее гаплоидного или, как здесь нередко говорят, первичного мицелия. Цитологически он характеризуется в некоторых случаях тем, что слагающие его клетки одноядерны (например у ржавчинных грибов). В других случаях, например у многих гименомицетов, развитие гаплоидного мицелия происходит несколько иначе. Базидиоспора при прорастании делается многоядерной, и из нее вырастает многоядерная ветвящаяся гифа, которая растет дальше, не получая некоторое время поперечных перегородок (рис. 226). Затем такие перегородки появляются, разделяя мицелий на многоядерные клетки. У многих гименомицетов в таком многоядерном состоянии гаплоидный мицелий продолжает развиваться и дальше. Он может размножаться бесполым путем при посредстве оидий или мелких приподнимающихся на коротких ветвях конидий (рис. 227). Как те, так и другие содержат обыкновенно только по одному ядру, обнаруживая этим свою гаплоидную природу.

Гаплоидный мицелий базидиомицетов имеет обыкновенно непродолжительное существование, и на нем развивается затем диплоидный, или вторичный, мицелий. Последний цитологически характеризуется во многих случаях двуядерностью слагающих его клеток (например у ржавчинных грибов и некоторых гименомицетов), в других же случаях клетки его многоядерны, но ядра их ассоциированы в дикарионы, что обнаруживается в момент их деления, когда ядра сближаются попарно и делятся одновременно и параллельно друг другу.

У гомоталличных базидиомицетов переход от гаплоидной к диплоидной фазе осуществляется в пределах одного мицелия, а у гетероталличных — при соединении двух разнородных в половом отношении гаплоидных мицелиев. Внутренние процессы, происходящие при этом, выяснены далеко не достаточно. Относительно гомоталличных форм можно только предполагать, что здесь, вероятно, происходит переход ядра из одной клетки в другую на месте очень обычных для такого первичного мицелия анастомозов между ветвями его

гиф. Возможно также, что в некоторых случаях первые дикарионы образуются в результате перехода ядра из одной клетки гифы в рядом расположенную соседнюю или даже просто в результате деления одного ядра клетки без последующего появления между ними перегородки. Относительно гетероталличных форм имеется больше непосредственных наблюдений в этом отношении. В основном здесь имеют значение анастомозы между ветвями двух различных мицелиев, через которые и происходит переход ядра из одной клетки в другую. У некоторых видов диплоидный мицелий начинается прямо от места анастомоза. Получившаяся в этом месте первая двуядерная клетка разрастается дальше, причем оба ее ядра ведут себя как дикарион, делясь одновременно и параллельно друг другу. В результате этого из первой двуядерной клетки развивается диплоидный мицелий с дикарионами (рис. 228). В других случаях диплоидный мицелий возникает на известном, иногда значительном расстоянии от места анастомоза. В опытах Беллера появление диплоидных гиф наблюдалось на расстоянии нескольких сантиметров от того места, где соединились два мицелия (см. стр. 57). Надо думать, что в этих случаях ядро одного пола, перешедшее в клетку другого пола, не ассоциируется тут же с ее ядром в первый дикарион, а переходит через отверстия, образующиеся в поперечных перегородках гифы, в соседние клетки и, перемещаясь таким образом все дальше и дальше, где-нибудь в отдаленной клетке ассоциируется в дикарион с ядром другого пола. Весьма вероятно, что такое диплоидизирующее ядро во время указанного пути неоднократно делится, так что в конце концов может получиться несколько точек диплоидизации. Беллер смог даже определить скорость перемещения диплоидизирующего ядра вдоль гиф. В его опытах она оказалась около 4,5 *мм* в 1 час (см. стр. 58).

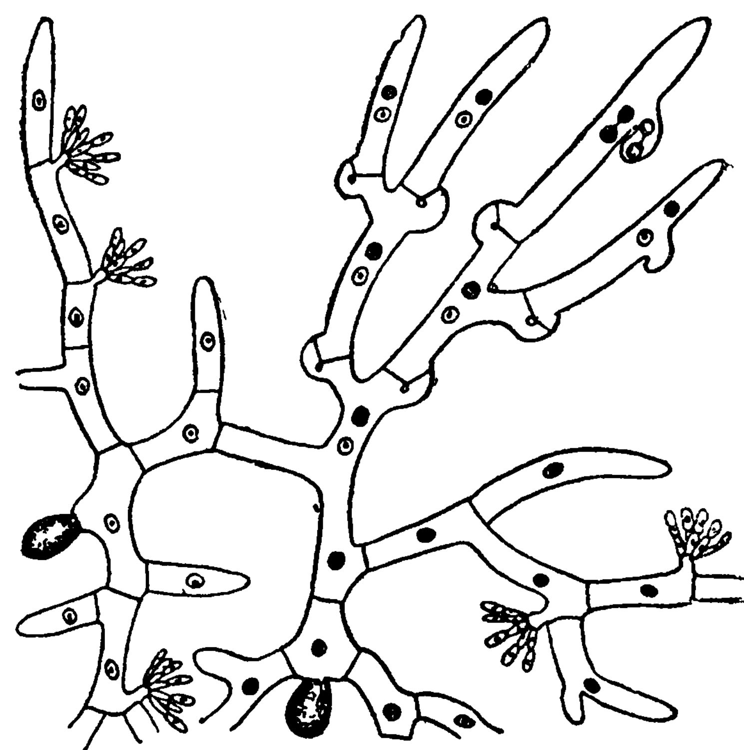


Рис 228. Схема происхождения диплоидного мицелия гименомицета из анастомоза двух гаплоидных.

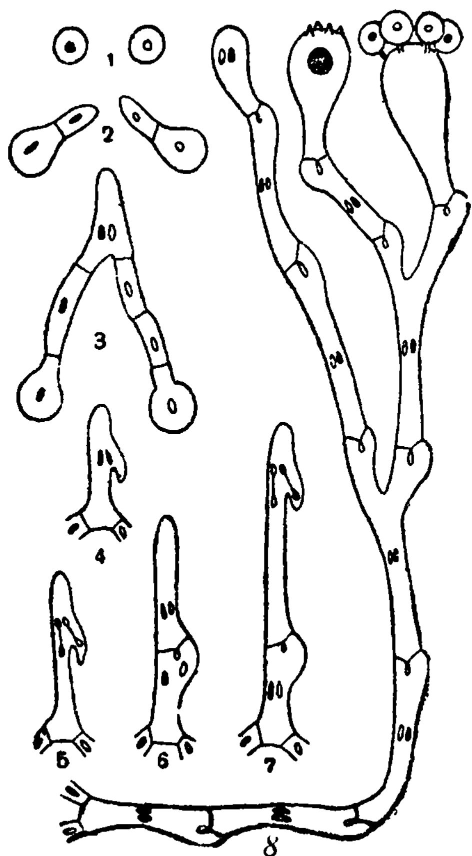


Рис. 229. Схема развития гетероталличного базидиомицета: *1* и *2* — базидиоспоры разных полов (черное и светлое ядро) и их прорастание; *3* — анастомоз; *4*, *5*, *6*, *7* — развитие из анастомоза диплоидной дикариофитной гифы; *8* — развитие базидий на концах диплоидной гифы.

Кроме непосредственного срастания двух разнородных в половом отношении гаплоидных мицелиев, имеется и другой путь диплоидизации у гетероталличных базидиомицетов: перенесение гаплоидных оидий или конидий с мицелия одного пола на мицелий другого пола. Этот путь имеет основное значение у ржавчинных грибов, а также играет известную роль и у некоторых гименомицетов (см. стр. 58). На схемах, изображенных на рис. 229 и 230, еще раз иллюстрируется переход от гаплоидной к диплоидной фазе у гетероталличных базидиальных грибов. На рис. 229, *1* изображены две базидиоспоры с черным и светлым ядром (+ и —). Из каждой развивается короткий мицелий, и между ними получается анастомоз с образованием первого дикариона (рис. 229, *3*). Далее представлено развитие из этой первой двуядерной клетки многоклетной диплоидной гифы с пряжками (рис. 229, *4*—*7*). Наконец, на конечных разветвлениях ее изображено развитие базидий (рис. 229, *8*). Схема рисунка 230 поясняет аналогичный процесс у гименомицета с шляпным плодовым телом. На его базидиях образуются базидиоспоры (+ и —), прорастающие каждая в гаплоидный

мицелий (светлый). Из анастомоза их развивается диплоидный мицелий (темный) и на нем также полностью диплоидное плодовое тело (темное).

В отличие от аскомицетов, где диплоидная фаза представлена аскогенными гифами, не имеющими самостоятельного существования, у базидиомицетов диплоидный мицелий существует самостоятельно и преобладает в цикле развития, являясь у многих форм даже многолетним (например у многих трутовиков или почвенных гименомицетов). Далее, диплоидный мицелий базидиомицетов нередко получает значительную морфологическую диференцировку в виде образования ризоморф и особенно шнуров и тяжей, столь распространенных вблизи плодовых тел многих почвенных гименомицетов и гастеромицетов. Наоборот, гаплоидный, или первичный, мицелий развит в большинстве случаев слабо [1].

Иногда, как у Hypochnus terrestris, последний совсем отсутствует, так как там двуядерная базидиоспора прямо прорастает в двуядерный же диплоидный мицелий. У Ustilaginales базидиоспоры одноядерны, но при прорастании они часто сразу копулируют друг с другом, и из них прямо вырастает диплоидный мицелий. Таким образом, и здесь гаплоидный мицелий фактически отсутствует. У многих видов гименомицетов могут анастомозировать и давать диплоидный мицелий очень молодые проростки (гаплоидные) базидиоспор. С другой стороны, у некоторых эта способность получается только после некоторого периода роста. Часто момент наступления диплоидности определяется внешними условиями: не только встречей двух подходящих мицелиев (+ и —) у гетероталличных форм, но и условиями культуры: например, погружение мицелия в жидкость задерживает появление диплоидности (Kniep, 1919).

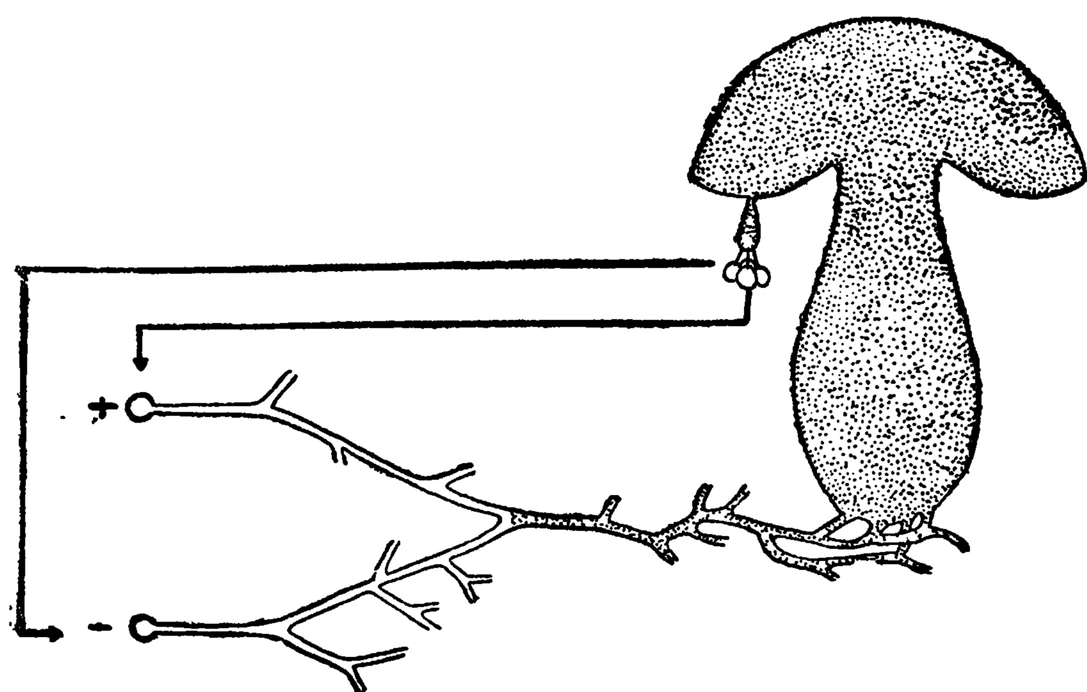


Рис. 230. Схема цикла развития шляпного гриба: гаплоидная фаза светлая, диплоидная — покрыта точками.

Характерную морфологическую особенность диплоидного мицелия многих базидиомицетов представляют пряжки — маленькие полукруглые клетки, лежащие сбоку на гифе против поперечной перегородки в ней (рис. 227, *2*). Развитие их происходит сходно с тем, что было указано выше, при описании формирования базидии (стр. 308). При делении ядра дикарионы располагаются рядом посредине клетки, и против них образуется короткий боковой вырост, загибающийся вниз по направлению к основанию гифы. Когда ядра дикариона разделяются, то из четырех вновь образовавшихся ядер два отходят в верхний (дистальный) конец клетки, одно в нижний ее конец (проксимальный) и одно в упомянутый вырост, являющийся зачатком пряжки. Затем появляется поперечная перегородка как раз под основанием выроста. Ею отделяется верхняя двуядерная клетка гифы от нижней одноядерной. Вскоре появляется перегородка в основании зачатка пряжки, а затем появляется отверстие между дистальной частью нижней клетки гифы и прилегающим к ней концом пряжки. Через это отверстие ядро последней переходит в нижнюю клетку гифы и восстанавливает таким образом ее двуядерность [2]. Какое значение имеет такое сложное перемещение ядра — не известно, морфологически же пряжки соответствуют крючкам, образуемым на аскогенных гифах аскомицетов; они также обычно соединяются с одноядерной первоначальной клеткой, лежащей ниже, и восста-

---

[1] Обычно, наблюдая в естественной обстановке мицелий базидиального гриба, мы имеем дело с диплоидным его состоянием.

[2] У некоторых видов, например у Merulius lacrymans, пряжки часто прорастают в боковую ветвь. Как обстоит дело с ядрами в таких случаях, не выяснено.

навливают ее двуядерность. О соответствии крючков и пряжек дает ясное представление рисунок 222, изображающий параллельно развитие аска и базидии. Наблюдаемый здесь полный параллелизм вместе с тем особенно резко подчеркивает гомологию того и другого органа.

Пряжки встречаются почти во всех группах базидиомицетов, но особенно распространены среди гименомицетов. Однако и здесь известно некоторое количество форм, которые не имеют пряжек на диплоидном мицелии (например опенок или шампиньон и др.). Таким образом, если присутствие пряжек может служить достаточным указанием на диплоидность мицелия, то отсутствие их не может иметь абсолютно противоположного значения, т. е. указания на гаплоидность его. Это относится даже к гименомицетам, не говоря уже о других группах базидиальных грибов, где пряжки вообще встречаются изолированно только у некоторых видов.

Диплоидный мицелий, как и гаплоидный, может размножаться бесполым путем: оидиями или конидиями, причем они содержат здесь (на диплоидном мицелии) обыкновенно по два ядра и вырастают снова в диплоидный мицелий. Однако в некоторых случаях наблюдалось образование более мелких одноядерных конидий или оидий или разделение первоначальной двуядерной конидии на две одноядерные клетки (например Pholiota aurivella, Martens, 1932). В этом случае такие одноядерные зачатки прорастают в гаплоидный мицелий, т. е. происходит обратный переход от диплоидной к гаплоидной фазе, притом без редукционного деления, вегетативным путем.

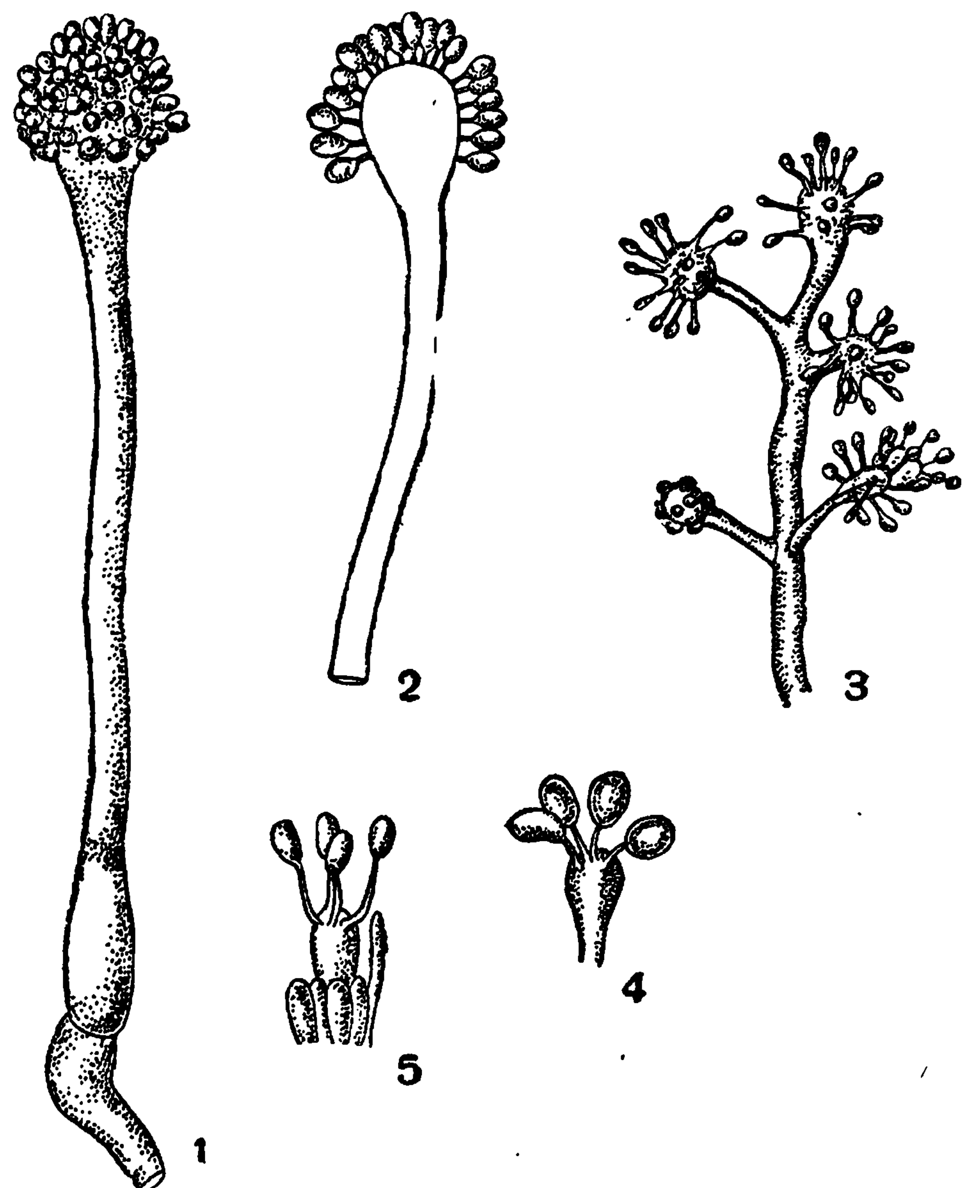


Рис. 231. Fomes annosus: *1—4* — конидиеносцы, *5* — базидия.

Бесполое размножение посредством конидий сравнительно мало распространено как в недолговечной обыкновенно гаплоидной фазе, так и в длительной диплоидной. Исключением являются здесь ржавчинные грибы с обильным развитием конидий и в той и другой фазе, или Fomes annosus, развивающий на диплоидном мицелии обильные конидии на конидиеносцах типа Oedocephalum (рис. 231). Иное дело оидии или приближающиеся к ним конидии, образующиеся цепочками на мало диференцированных веточках мицелия (рис. 227,*1*). Они очень распространены у базидиальных грибов как на гаплоидном, так и на диплоидном мицелии и нередко играют большую роль в их размножении, особенно ввиду того, что и сами могут неограниченно размножаться в питательной среде посредством почкования (например у головневых грибов).

На диплоидном мицелии образуются базидии. У некоторых представителей они развиваются непосредственно на мицелии или берут начало из спор, в свою очередь развившихся прямо на мицелии (склеробазидии головневых и ржавчинных). У большинства базидии образуются на особых плодовых телах, аналогичных плодовым телам аскомицетов, но не гомологичных им: они здесь нацело образованы диплоидными гифами, а не состоят, как у аскомицетов, в главной массе из гаплоидного сплетения, содержащего только незначительные по объему диплоидные части в виде аскогенных гиф [1].

[1] В некоторых случаях отмечается развитие у базидиомицетов гаплоидных плодовых тел, возникающих на односпоровом мицелии у гетероталличных видов. Они сложены из одноядерных клеток, и развивающиеся на них базидии содержат с самого начала одно ядро, делящееся затем два раза (конечно, без редукции хромозом).

В простейшем случае плодовые тела у базидиомицетов представляют плоское гифенное сплетение на субстрате, нарастающее своими краями. Такие плодовые тела неопределенных размеров и очертаний, несущие базидии на своей верхней свободной поверхности, носят название ресупинатных (например у Corticium, Merulius).

У более высоко организованных представителей плодовые тела, сохраняя плоскую форму, отчасти приподнимаются от субстрата и переносят образование базидий на нижнюю сторону. Дальнейший шаг эволюции представляют трутовики с их копытообразными плодовыми телами, боком приросшими к субстрату и несущими базидии на нижней стороне. Наивысший тип развития в этом направлении представляют прямо стоящие плодовые тела шляпных грибов, у которых базидии образуются также только с нижней стороны шляпки. Перенесение базидий на нижнюю сторону объясняется характером рассеивания базидиоспор (см. стр. 121) и отчасти, может быть, тем, что в этом положении они оказываются более защищенными от внешних влияний (дождь, высыхание и т. п.). У высших представителей гименомицетов (из сем. Agaricaceae) базидии залагаются не свободно на поверхности, а прикрытые наружным сплетением гиф; лишь при созревании они освобождаются вследствие разрушения или разрыва прикрывающего слоя. Такие плодовые тела называются гемиангиокарпными в противоположность гимнокарпным, где базидии развиваются открыто на поверхности их. От гемиангиокарпных плодовых тел один шаг к ангиокарпным, т. е. вполне замкнутым, характерным для гастеромицетов. У них базидии образуются внутри плодового тела и совсем не обнажаются. Лишь после отделения ими базидиоспор последние освобождаются благодаря разрыву или разрушению общей плодовой оболочки.

Систематическое разделение базидиомицетов основывается, во-первых, на строении базидии, ее одноклетности или многоклетности и затем на строении плодового тела. Таким образом, устанавливаются прежде всего два подкласса: Holobasidiomycetes с одноклетными базидиями и Phragmobasidiomycetes с многоклетными базидиями. Первые часто называются также Autobasidiomycetes, а вторые— Protobasidiomycetes. Эта вторая терминология, берущая начало от Брефельда, выражает вместе с тем его представление об эволюции базидиальных грибов: Protobasidiomycetes рассматривается как примитивная группа, от которой берет начало высшая — Autobasidiomycetes. Действительно, представители первой группы никогда не достигают той высоты организации, какая замечается у второй, поэтому представление о Protobasidiomycetes как о примитивной группе сохранилось до настоящего времени. Однако, признавая гомологию базидии с сумкой, нужно принять, что неразделенная базидия (холобазидия или автобазидия) гораздо ближе стоит к сумке, чем разделенная (фрагмобазидия или протобазидия) .Что же касается кажущейся большей простоты фрагмобазидиомицетов, то необходимо принять во внимание, что большинство их, притом наиболее типичных (Ustilaginales и Uredinales) живет в условиях паразитизма, не способствующих выработке сложных плодовых тел. Поэтому название Protobasidiomycetes должно быть оставлено и заменено нейтральным в смысле филогенетической значимости названием Phragmobasidiomycetes. Их нужно, вероятно, рассматривать как боковую ветвь от основного ствола Holobasidiomycetes, берущую свое начало от низших его представителей и эволюционировавшую в сторону приспособления к паразитизму и утраты плодового тела.

Систематическое деление базидиомицетов. Базидиомицеты могут быть разделены на следующие основные группы.

А. Базидии одноклетные (холобазидии) — подкласс Holobasidiomycetes.

I. Базидии вильчато-разветвленные. Базидиоспоры при прорастании делятся на несколько клеток. Сапрофиты, с плодовыми телами студенистой консистенции. 1. Порядок Dacryomycetales.

II. Базидии не разветвленные.

1. Плодовых тел не образуется. Базидии развиваются прямо на мицелии одиночно или рыхлым слоем. Базидиоспоры при прорастании делятся на несколько клеток. 2. Порядок Exobasidiales.

2. Базидии развиваются на плодовых телах.

а) Базидии располагаются тесным слоем (гимением) открыто на поверхности плодового тела (гимнокарпные) или полузакрыто (гемиангиокарпные). 3. Порядок Hymenomycetales.

б) Базидии расположены внутри плодового тела (ангиокарпные). 4. Порядок Gasteromycetales.

Б. Базидии многоклетные (фрагмобазидии)— подкласс Phragmobasidiomycetes.

I. Сапрофиты или полупаразиты, образующие плодовые тела студенистой консистенции.

1. Базидии разделены поперечными перегородками на 4 друг над другом лежащие клетки. 5. Порядок Auriculariales.

2. Базидии разделены продольными перегородками на 4 рядом лежащие клетки. 6. Порядок Tremellales.

II. Паразиты. Плодовых тел нет. Базидии развиваются из покоящихся спор (склеробазидии).

1. Базидии по строению и по числу клеток не вполне определенные. Они развиваются из хламидоспор, образующихся на мицелии интеркалярно в глубине ткани пораженного растения. 7. Порядок Ustilaginales.

2. Базидии из четырех клеток, расположенных друг над другом. Они развиваются из телейтоспор, образующихся из конечных разветвлений мицелия. Кроме телейтоспор имеются обильные конидиальные спороношения как на гаплоидном, так и на диплоидном мицелии. 8. Порядок Uredinales.

ЛИТЕРАТУРА

Bauch R., 1926. Untersuch. ü. zweisporige Hymenomyceten, I. Zschr. Bot. B. 18.

Bauch R., 1927. Idem. II. Arch. Protist., B. 58.

Bensaude, 1918. Recherches sur le cycle evolutif et la sexualité chez les Basidiomycètes, Revue gén. de Bot., v. 30.

Brefeld, 1888. Protobasidiomyceten, Untersuch. aus dem Gesammtgebiet der Mycologie, Bd. 7.

Brefeld, 1889. Autobasidiomyceten und die Begründung des natürlichen Systems der Pilze. Untersuch, aus dem Gesammtgebiete der Mycologie, Bd. 8.

Brodie, 1931. The oidia of Coprinus lagopus and their relation with insects. Ann. Bot., v. 45.

Buller, 1909—1931, Researches on fungi, v. I—IV, London and NY.

Colson, 1935. The Cytology of Psalliota campestris. Ann. Bot., v. 49.

Dangeard, 1894. Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes. Le Botaniste, v. 4.

Gilbert, 1922. Cytological studies on the lower Basidiomycetes. Trans. Wisconsin Acad., v. 20.

Juel, H. O., 1898. Kernteilungen in den Basidien und die Phylogenie der Basidiomyceten. Jahrb. Wiss. Bot., B. 32.

Killermann, 1928. Unterklasse Eubasidii. Engler, Natürl. Pflanzenfam., Bd. 6 (2. Auflage).

Kniep, 1913—1917. Beitrage zur Kenntniss der Hymenomyceten, I—V. Zschr. Bot., Bd. 5, 7, 8, 9.

Kniep, H., 1918. Ueber d. Bedingungen der Schnallenbildung bei den Basidiomyceten. Flora, B. 11/12.

Lehfeld, 1922. Ueber d. Entstehung der Paarkernmycels bei heterothallischen Basidiomyceten. Hedwigia, B. 64.

Lohwag H., 1925. Conidien als Homologa der Basidien. Arch. Protist., B, 52.

Maire, R. 1902. Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes, Thèse.

Martens et Vanderdries, 1931. Le cycle conidien haploide et diploide chez Pholiota aurivella. La Cellule, v. 41. — Neuhoff und Ziegenspeck, 1926. Morphologisch-serologische Bearbeitung des Systems der Basidiomyceen. Bot. Arch. Bd. 16.

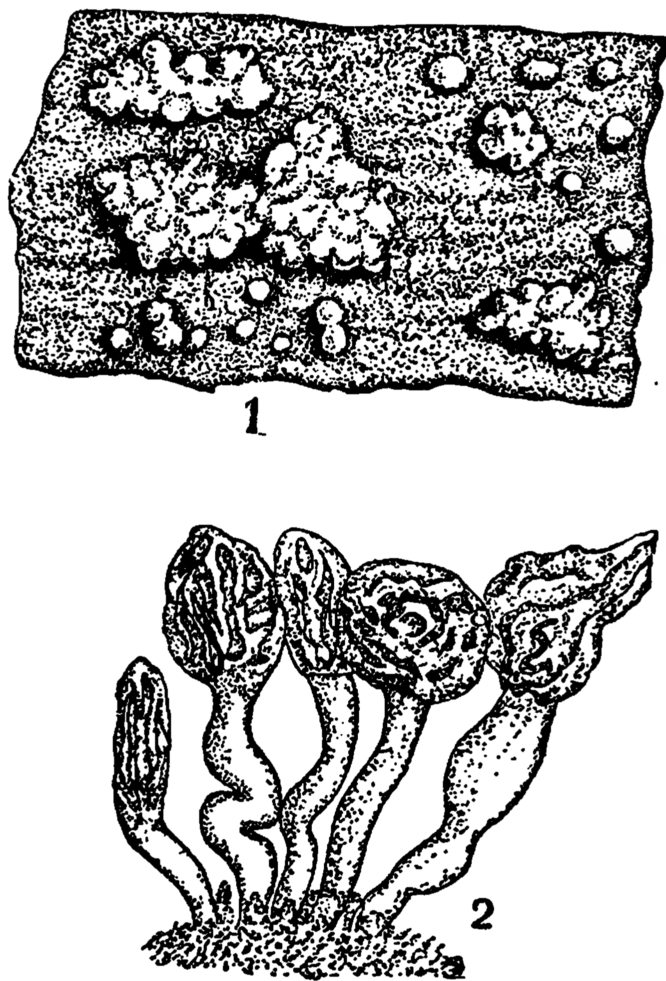
Patouillard, 1900. Essai taxonomique sur les familles et les genres des Hyménomycètes. Thèse, Paris.
Sass, I. 1929. The cytological basis for homothallism and heterothallism in the Agricaceae. Amer. Journ. Bot, v. 16.

1. ПОРЯДОК DACRYOMYCETALES

Небольшая группа (около 30 видов) сапрофитных грибов с студенистыми, чаще всего ярко окрашенными плодовыми телами различных внешних очертаний: в виде корочек (Ceracea), полушаровидных морщинистых подушечек (Dacryomyces), цилиндрических, коралловидных разветвленных тел (Calocera) и т. п. У Dacryomitra, плодовые тела расчленены на пенек и морщинистую шапочку и весьма напоминают миниатюрные сморчки (рис. 232).

Со стороны истории развития изучен Dacryomyces deliquescens, нередко встречающийся на гнилой древесине.

Базидиоспоры здесь, как это типично для всей группы, перед прорастанием разделяются на несколько клеток. На них образуются многочисленные мелкие конидии, позднее вырастающие в мицелии. Плодовые тела в виде полу-



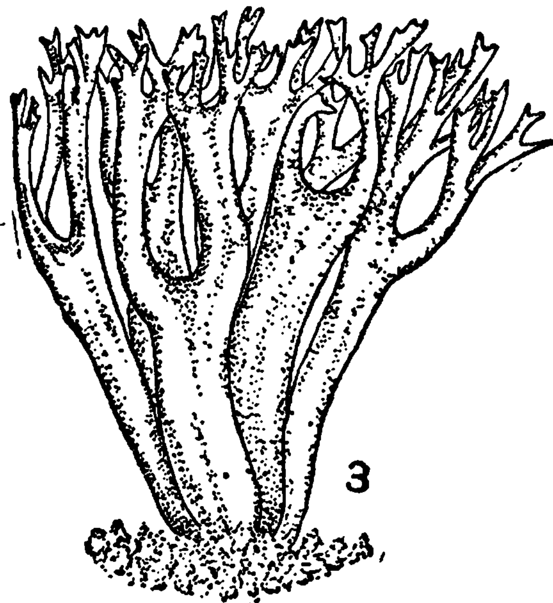


Рис. 232. Плодовые тела Dacryomycetales: *1* — Dacryomyces stillatus, *2* — Dacryomitra glossoides, *3* — Calocera viscosa.

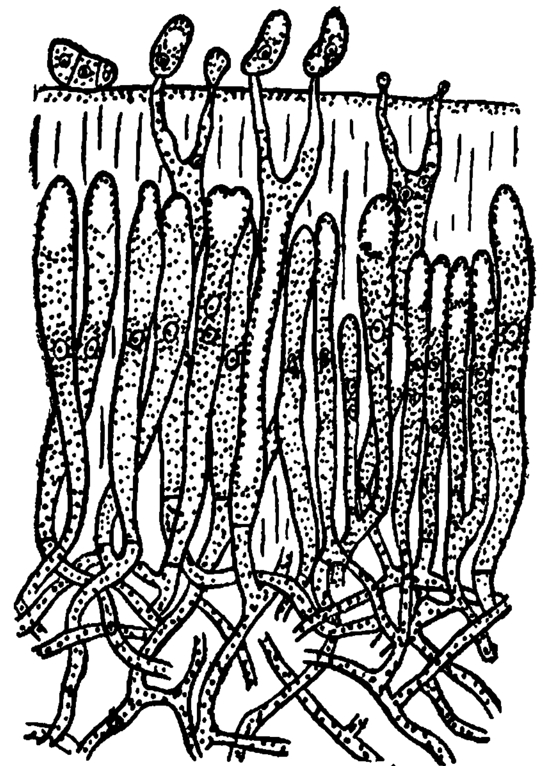


Рис. 233. Dacryomyces deliquescens, разрез плодового тела с базидиями.

шаровидных подушечек сначала отчленяют многочисленные оидии, а затем развивают базидии. Последние имеют цилиндрическую форму и расположены палисадным слоем по поверхности плодового тела под общим слоем одевающей его слизи (рис. 233). Как и все клетки плодового тела, базидии первоначально двуядерны, затем в них происходит кариогамия, и копуляционное ядро дважды делится, причем оси делений располагаются вдоль базидии (стихобазидиальный тип). Тем временем на верхнем конце ее образуется два толстых выроста, которые, достигнув поверхности общей слизи, развивают на концах по одной тонкой стеригме и на них по одной базидиоспоре. В базидиоспоры переходит по одному ядру, а два другие остаются в базидии и там дегенерируют.

Представители Dacryomycetales встречаются преимущественно на гнилой древесине. Практического значения они не имеют. О филогенезе Dacryomycetales см. ниже на стр. 350.

ЛИТЕРАТУРА К DACRYOMYCETALES

Brefeld, 1888. Protobasidiomyceten. Untersuch. aus dem Gesammtgebiet der Mycologie. Bd. 7.
Dangeard P. A., 1895. Mémoire sur la réproduction sexuelle des Basidiomycètes. Le Botaniste, v. 4.
Juel, 1898. Die Kernteilungen in den Basidien. Jahrb. Wiss. Bot., Bd. 32.
Maire R., 1902. Recherches cytologiques sur les Basidiomycètes. Thèse.

2. ПОРЯДОК EXOBASIDIALES

Небольшая группа исключительно паразитов (около 25 видов). Главный род Exobasidium, представителем которого может служить E. vaccinii, обычный у нас на бруснике и других видах Vaccinium, где вызывает гипертрофии на листьях и молодых стеблях. Гипертрофированная ткань пронизана обильным межклетным мицелием, сложенным из двуядерных клеток. Образующиеся на нем базидии высовываются между клетками эпидермиса, образуя на пораженном органе беловатый налет, но не слагаются в сомкнутый слой (гимений) (рис. 234) [1].

При развитии базидии два первоначальных ядра ее сливаются, и копуляционное ядро делится, причем ось деления располагается вдоль базидии (стихобазидиальный тип). Сколько происходит здесь всего делений, два или три, с точностью не установлено, однако, судя по тому, что зрелая базидия несет от двух до шести спор (всего чаще 4), более вероятным кажется последнее. При прорастании базидиоспоры делятся на 2—4 клетки, каждая из которых развивает короткую нить и на ней конидии. Последние могут размножаться почкованием, и затем вырастают в мицелий. Exobasidium rhododendri вызывает на листьях Rhododendron образование крупных мясистых разрастаний (галлов) красноватого цвета.

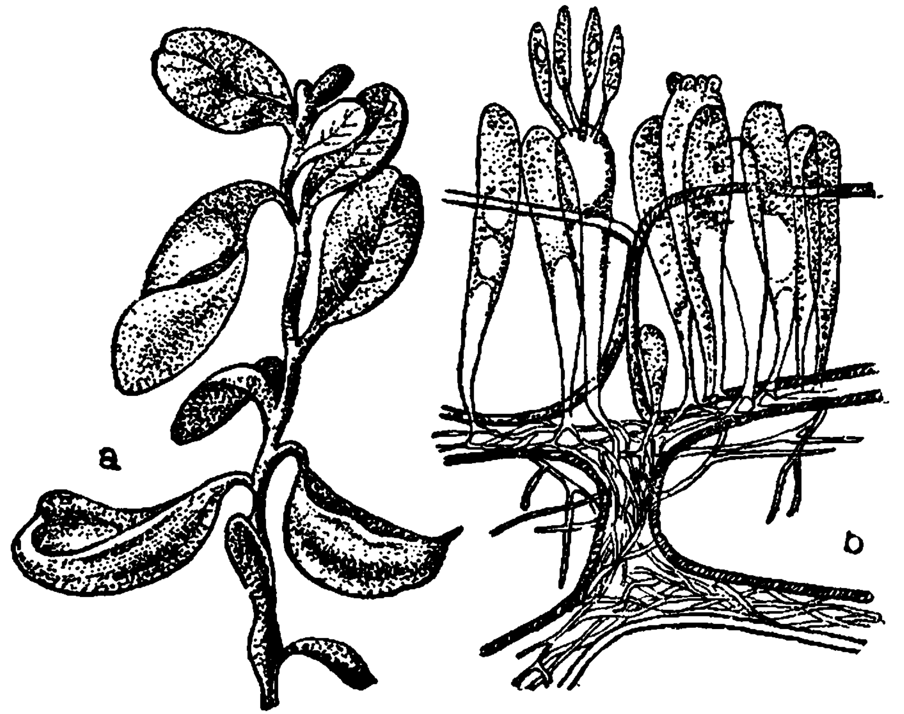


Рис. 234. Exobasidium vaccinii: *a* — внешний вид пораженной ветви брусники; *b* — разрез через лист, базидии просовываются между клетками эпидермиса.

У тропического Kordyana базидии, залагаясь в дыхательной полости пораженного листа, высовываются небольшими пучками через устьица вместе с перепутанными стерильными гифами. Число базидиоспор здесь также не строго фиксировано, но в большинстве случаев их две.

ЛИТЕРАТУРА К EXOBASIDIALES

Eftimiu et Kharbush, 1927. Recherches histologiques sur les Exobasidiées. Revue de Path. végétale, v. 14.

Juel H. O., 1916. Cytolologische Pilzstudien. I. Nov. Act. Soc. Upsalensis.

Woronin, 1868. Exobasidium vaccinii. Berichte der Naturforsch. Gesellsch., Freiburg, Bd. 4.

3. ПОРЯДОК HYMENOMYCETALES

Этот порядок наиболее типичен среди базидиомицетов и вместе с тем наиболее обширен (около 12 тысяч видов). Как показывает название, наиболее характерным признаком считается здесь расположение базидий гимением на поверхности плодового тела. Лишь у немногих простейших представителей гимений зачаточный или совсем не выражен, так же как и плодовые тела. В типичном случае гимений состоит из слоя цилиндрических или слегка расширенных на вершине (булавовидных) базидий и чередующихся с ними парафиз, обыкновенно такой же формы и также в молодости содержащих два ядра, но не сливающихся затем (рис. 235). Реже и преимущественно у простейших представителей парафизы нитевидные, иногда даже ветвящиеся (у видов Aleurodiscus).

У некоторых гименомицетов развиваются еще особые цистиды в виде более крупных, чем парафизы, образований, возвышающихся своими концами, над общим уровнем гимения. Их стенки нередко утолщены или инкрусти-

---

[1] Следует обратить внимание на замечательный параллелизм строения Exobasidium и Taphrina (см. стр. 247); он представляет здесь результат конвергенции.

рованы, и они играют главным образом защитную роль, предохраняя молодой гимений от соприкосновения с другими поверхностями, что могло бы повредить развивающиеся базидиоспоры. Что же касается парафиз, то как сочные тургесцентные образования они придают известную упругость всему гимениальному слою и поддерживают с боков базидии, отделяя их вместе с тем друг от друга и предохраняя от слипания сидящие на них базидиоспоры.

Базидии всегда построены по акроспоровому типу, т. е. несут базидиоспоры на своей вершине (почти всегда по 4). Последние по созревании отбрасываются с некоторой силой от поверхности гимения, причем это происходит большей частью не одновременно для всех четырех базидиоспор. После отделения спор базидия отмирает и спадается [1]. У большинства гименомицетов отделение спор с гимения происходит постепенно, так что на одном небольшом участке находятся базидии разного возраста, причем по мере отмирания более старых между ними из более глубоких слоев выдвигаются новые и начинают развивать на своей вершине базидиоспоры. Таким образом, во многих случаях развивается до 4—5 последовательных генераций базидий (например у шампиньонов и многих других Agaricaceae). У некоторых трутовиков гимений функционирует в течение всего вегетационного периода, а у некоторых оказывается даже многолетним (например у Daedalea). Надо думать, что здесь число генераций последовательно образующихся базидий должно быть весьма значительным. Реже встречается другой тип, представленный главным образом у видов Coprinus. Здесь определенный участок гимения функционирует только очень непродолжительное время и после отделения базидиоспор весь отмирает и расплывается. Тем временем тот же процесс переходит на соседний участок и т. д. Однако и у Coprinus с его столь эфемерным гимением удается различить в нем два сорта базидий: более длинные и более короткие. Они развиваются почти одновременно, но все-таки первые раньше сбрасывают свои споры, чем вторые (рис. 235).

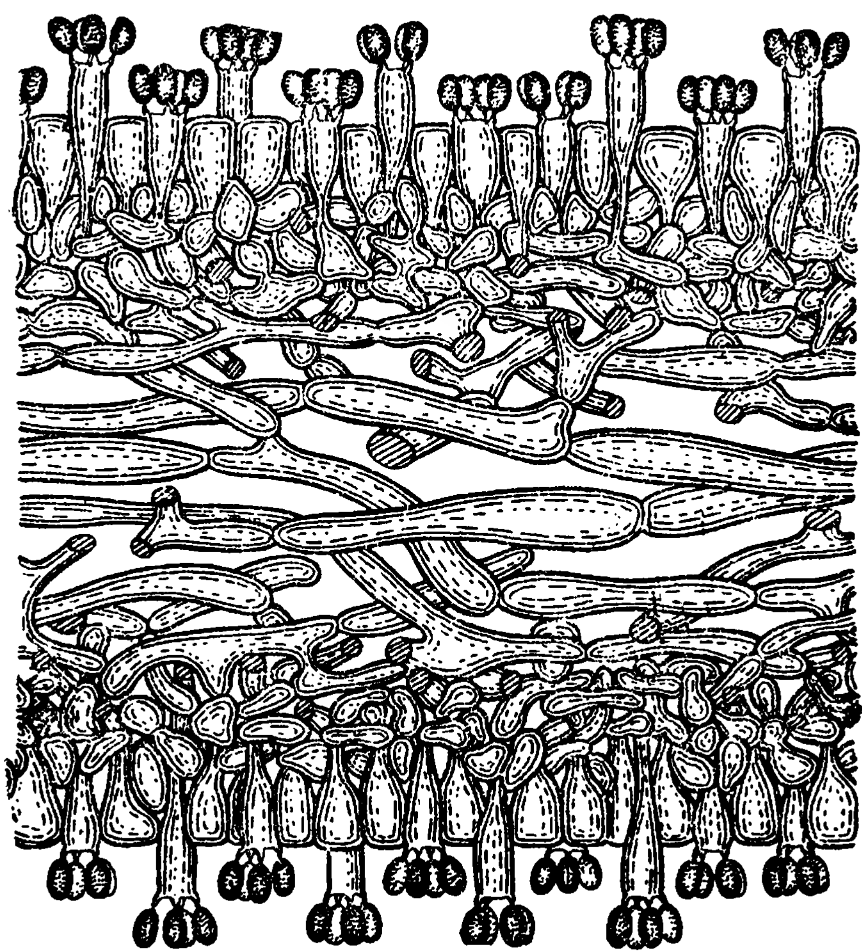


Рис. 235. Coprinus comatus: разрез пластинки с гимением; базидии на ней двух сортов: более длинные и более короткие.

Гимений развивается на **плодовых телах** мясистой, кожистой или деревянистой консистенции. У низших представителей — плодовые тела в виде поверхностного плоского сплетения гиф, неопределенно нарастающего своими краями. Его верхняя свободная поверхность несет гимений, также не ограниченный в своих очертаниях. Такие плодовые тела называются **ресупинатными**. Они типично представлены, например у Coniophora, Corticium и некоторых других (из семейства Thelephoraceae). У близкого систематически Stereum такие же плоские плодовые тела обыкновенно имеют приподнимающиеся от субстрата края, и гимений развивается здесь только на их нижней поверхности [2]. У относящихся к тому же семейству Thelephora и некоторых других плоские плодовые тела часто стоят почти вертикально, прикрепляясь к субстрату суженным основанием. Гимений здесь — или с обеих сторон или только с одной, обращенной книзу. Наконец, у Craterellus и некоторых

---

[1] Согласно прежним указаниям (Juel, 1898, и др.), там, где как у Cantharellus в базидии в результате трех делений получается 8 ядер и из них 4 переходят в базидиоспоры, а 4 остаются в самой базидии — после отделения первой генерации базидиоспор развивается затем вторая. Однако новейшие исследования (главным образом Buller) не подтверждают этого. Базидия развивает только одну генерацию спор и отмирает вслед за их отделением.

[2] Здесь мы видим характерную вообще для гименомицетов ориентировку гимения на нижнюю сторону, что стоит в связи с характером распространения базидиоспор.

других плодовые тела построены по радиальному типу и имеют вид воронки с узким нижним концом. Гимений находится здесь на наружной, отчасти книзу обращенной поверхности.

Аналогичную эволюцию плодовых тел от ресупинатных плоских до вертикально стоящих и радиальных можно проследить и в других семействах гименомицетов (Hydnaceae, Polyporaceae), причем параллельно с этим изменением формы также наблюдается перенесение гимения на нижнюю сторону.

Другая существенная черта строения плодовых тел гименомицетов заключается в расположении на них гимения. У одних, преимущественно низших форм, несущая гимений поверхность, или г и м е н о ф о р, не выделяется особенно от остальной поверхности плодового тела и оказывается гладкой или слегка бородавчатой (гименофор гладкий). У других гимений располагается на особых выростах плодового тела, имеющих определенную форму (гименофор в виде шипов, трубочек или пластинок). Эти различия кладутся в основу систематического разделения гименомицетов.

Наконец, весьма существенно то, что у одних гимений с самого начала лежит открыто на поверхности плодового тела или его гименофоров, у других же он развивается сначала в замкнутой полости, прикрытый сплетением стерильных гиф, называемых покрывалом (velum), и обнажается лишь при созревании базидий вследствие разрыва или разрушения этого покрывала. Первый тип может быть назван гимнокарпным, а второй гемиангиокарпным. К первому относятся более примитивные группы (Thelephoraceae, Clavariaceae, Hydnaceae и частью Polyporaceae), а второй представлен у высших Polyporaceae (Boletus) и особенно у Agaricaceae. Плодовые тела у этих последних обычно состоят из пенька и шляпки, причем шляпка в молодости прижата свободным краем к пеньку, и здесь между ними существует соединение, образованное покрывалом. Позднее, при развертывании гимения, оно разрывается. У некоторых Agaricaceae, как у Amanita, кроме этого покрывала, называемого частным (velum partiale), имеется еще общее (velum universale), которое в молодости окружает все плодовое тело и разрывается раньше частного покрывала вследствие вытягивания пенька. При этом часть его остается в виде оторочки у основания пенька, а другая часть остается на шляпке в виде лоскутов (такое именно происхождение имеют белые пятна на верхней поверхности шляпки обычного красного мухомора).

А н а т о м и ч е с к о е с т р о е н и е п л о д о в ы х т е л. При нередко значительных размерах и сложности внешнего расчленения плодовые тела гименомицетов могут достигать также и довольно значительной сложности анатомического строения. Кроющая ткань диференцирована преимущественно на верхней стороне шляпки у Agaricaceae и некоторых Polyporaceae [1]. Нередко она может быть отодрана в виде более темно окрашенной пленки от более светлой и рыхлой внутренней части. Последняя представляет или войлочное сплетение гриф, или в некоторых мясистых плодовых телах носит параплектенхиматический характер. У некоторых Agaricaceae, как у Lactarius, эта внутренняя ткань состоит из гнездами расположенных параплектенхиматических участков и отделяющих их друг от друга гифенных войлочных прослоек. Весьма широко распространены в плодовых телах элементы, проводящие органические вещества (см. рис. 19, стр. 22); у Lactarius и некоторых других они имеют характер млечных трубок, у большинства же просто отличаются более густым содержимым, богатым жиром и другими питательными веществами. Эти проводящие гифы особенно обильно подходят к гимению и иногда высовываются своими концами на поверхность, образуя своеобразные как бы цистиды (глеоцистиды) (рис. 18, *1*,*2*). У трутовиков, как виды Fomes, Trametes и др., плодовые тела отличаются значительной твердостью. Это обусловлено тем, что слагающие их гифы обладают сильно утолщенными прочными стенками, но обыкновенно не замечается ясной группировки этих имеющих механическое значение гиф в определенные механические ткани. Лишь кое-где в пеньках шляпных грибов замечается

[1] О строении кроющей ткани см. стр. 21.

скопление утолщенных элементов на периферии (кроющая ткань в пеньках большею частью не выражена с достаточной ясностью)[1]. Определенной эмбриональной ткани в плодовых телах гименомицетов не имеется, если не считать за таковую краевой нарастающей зоны у ресупинатных форм. Обычно рост плодового тела обусловлен более или менее равномерным разрастанием всех его частей, хотя иногда отмечается более сильный рост в верхних участках пенька у шляпных грибов (интеркалярная зона роста).

Плодовые тела мясистой консистенции обыкновенно однолетние и часто существуют в развитом состоянии всего несколько дней; что же касается кожистых и особенно деревянистых плодовых тел, то они обычно многолетние. При этом у одних, как Schizophyllum, Daedalea, Trametes и др., все время сохраняется один и тот же гимений, прерывающий только свою жизнедеятельность на время зимы или сухого периода. У других, как представители рода Fomes, гимений функционирует только один сезон, а на следующий год поверх него развивается новый и т. д. Такие плодовые тела, имеющие ясно выраженное зональное нарастание, не только с нижней гимениальной стороны, но и сверху, достигают иногда очень значительных размеров и солидного возраста (до 80 лет).

По образу жизни большинство гименомицетов относится к почвенным макрофитам. Значительное количество их также живет в качестве сапрофитов на древесине или паразитов на стволах деревьев. Общая биология тех и других освещена в 1-й части (см. стр. 139, 143), так же, как и распространение у них спор и соответственно с этим строение и расположение гимения и гименофоров (см. стр. 122).

Семейства гименомицетов. Порядок Hymenomycetales может быть разделен на следующие семейства:

1. Гимений расположен непосредственно на поверхности плодового тела (гименофор гладкий).

а) Плодовые тела зачаточные, паутинистые или у большинства ясно развитые, кожистой консистенции, большей частью плоские, иногда прямо стоящие, воронковидные. Гимений с одной стороны.

1. Сем. Thelephoraceae.

б) Плодовые тела мясистые, прямо стоящие, булавовидные или ветвящиеся. Гимений большей частью покрывает их со всех сторон.

2. Сем. Clavariaceae.

2. Гимений расположен на особых выростах плодового тела (гименофорах).

а) Гименофор в виде шипов или зубцов.

3. Сем. Hydnaceae.

б) Гименофор в виде трубок или переплетающихся складок.

4. Сем. Polyporaceae.

в) Гименофор в виде пластинок, расходящихся радиально от центра (большей частью от пенька).

5. Сем. Agaricaceae[2].

---

[1] Чаще всего упругость и прочность пенька на изгиб обусловлена преимущественно тургором слагающих его гиф и известным напряжением, какое существует между сжатой в продольном направлении внутренней его частью и растянутой наружной.

[2] Приводимое здесь разделение при всей его внешней простоте и наглядности практически может иногда создать затруднение, так как существуют формы, обнаруживающие промежуточный характер между указанными семействами; поэтому провести резкое разграничение между ними не всегда возможно. С другой стороны, эта система оспаривается некоторыми с точки зрения филогении. Здесь некоторые современные авторы придают преимущественное значение, с одной стороны, строению и развитию базидии (стихо- и хиастобазидиальные), а с другой — гимнокарпности и гемиангиокарпности. Относительно значения первого момента некоторые соображения были высказаны выше (см. стр. 169). Здесь можно только указать, что история развития базидий прослежена у такого сравнительно ничтожного количества форм, что полагать ее в основу систематического разделения всей огромной группы гименомицетов кажется слишком смелым, тем более, что у близких по остальным свойствам видов встречается как тот, так и другой тип развития (например у разных видов Clavaria). Что касается второго, то при всей принципиальной важности его мы также рас-

1. Сем. Thelephoraceae. Телефоровые. К этому семейству относится более 500 видов, главным образом сапрофитов на древесных остатках, иногда на почве.

У простейших представителей плодовых тел по существу совсем не образуется, и базидии располагаются на очень рыхлом паутинистом сплетении гиф, не смыкаясь в гимений; иногда даже совсем одиночно. Таковы представители рода Hypochnus (рис. 236). От Hypochnus имеются переходы к Corticium. У большинства представителей этого обширного рода имеется плодовое тело ресупинатного типа в виде войлочного более или менее плотного сплетения гиф на поверхности субстрата, несущего на верхней стороне гимений (образованный только базидиями без парафиз). Однако у простейших Corticium это плодовое тело настолько плохо развито, что отграничить их от Hypochnus совершенно невозможно; поэтому здесь нередко наблюдается неустойчивость в названиях. Например, распространенный полупаразит на картофеле и многих других растениях Hypochnus solani называется также Corticium vagum; Hypochnus terrestris называют также Corticium terrestre.

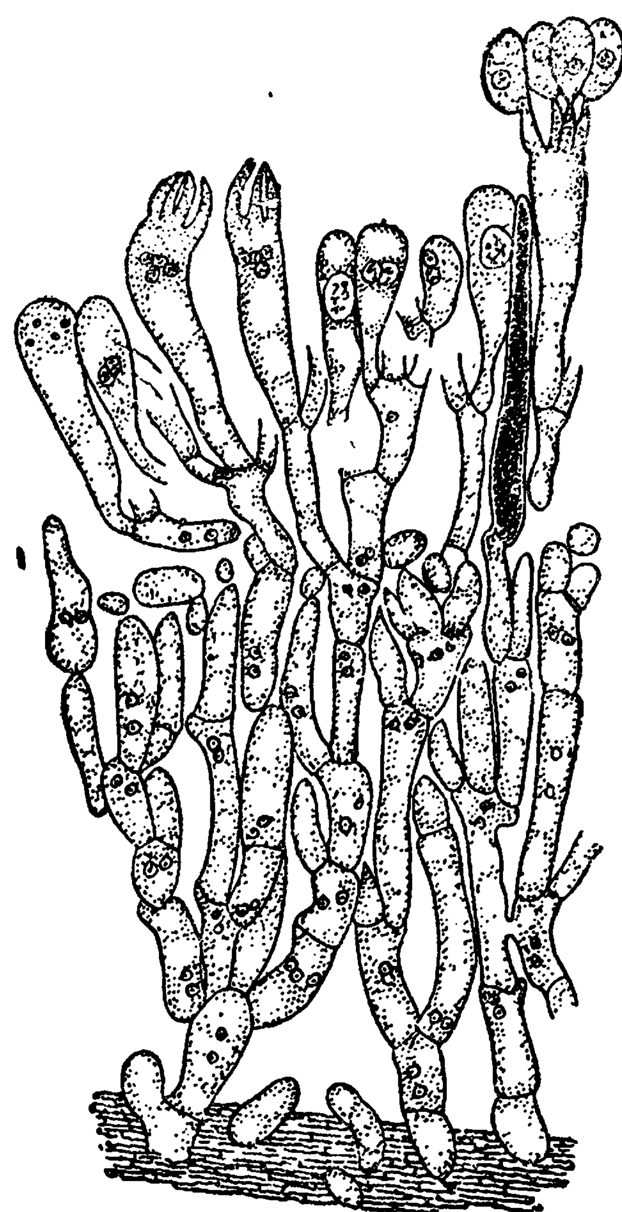


Рис. 236. Hypochnus subtilis, разрез через сплетение гиф с базидиями.

К Corticium близки Coniophora, Peniophora и Aleurodiscus, образующие такие же в общем ресупинатные плодовые тела в виде корочек на мертвых ветвях и на древесине. В частности, Peniophora характеризуется наличием шиповидных цистид, высовывающихся над поверхностью гимения; у Aleurodiscus развиваются между базидиями в гимении сравнительно тонкие парафизы (рис. 237).

По внешности сходны с ним Tulasnella и Vuilleminia. Однако по подробностям строения и развития базидий они нередко выделяются в особую группу. В частности, Tulasnella по своим базидиям, состоящим из гипобазидии и эпибазидии, может сближаться с Tremellales (см. стр. 350—351).

Другой крупный и типичный род Thelephoraceae, Stereum имеет также плоские дорзовентральные плодовые тела, но более массивные, плотные, состоящие из нескольких слоев и нередко по краям приподнимающиеся от субстрата. У некоторых видов плодовые тела приподнимаются и скручиваются в верхней расширенной части в воронку. Они несут тогда гимений только на ее наружной стороне (рис. 238). При развитии на верхней стороне горизонтального субстрата плодовые тела Stereum ресупинатные с гимением на верхней стороне или отчасти на нижней образуются на приподнимающихся краях; у других видов особенно на вертикальном субстрате образуются плодовые тела, частично отстоящие от субстрата консолевидно. Они прикреплены только одной стороной и разрастаются свободно в горизонтальном положении. Гимений на них

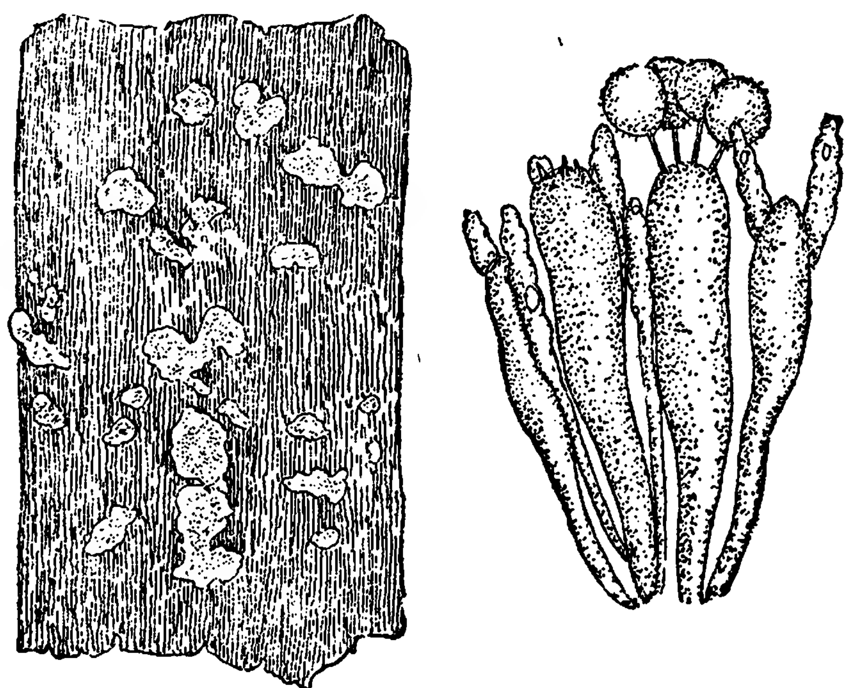


Рис. 237. Плодовые тела Aleurodiscus amorphus, справа базидии и парафизы.

полагаем еще слишком скудными данными относительно истории развития плодовых тел и заложения гимения, чтобы класть этот принцип в основу систематики. Сторонники его, Maire и за ним Гейман, объединяют, например, в свои Agaricales огромное количество видов, которые они считают гемиангиокарпными. При этом сюда относятся не только пластинчатые грибы, но и Boletus. Все остальные считаются гимнокарпными. Однако фактически для огромного большинства тех и других мы совершенно не знаем этой стороны развития. Во всяком случае принятая здесь система имеет преимущество простоты и наглядности, хотя и нельзя отрицать, что, может быть, она не совсем точно иногда отражает филогенетические отношения.

развивается только снизу. То же бывает у Hymenochaete, близкой к Stereum (рис. 239). У Thelephora плодовые тела также кожистые, ресупинатные или снабженные ножкой и поднимающиеся более или менее вертикально. В последнем случае они часто рассечены на плоские лопасти или имеют вид воронки с гимением на наружной (морфологически нижней) поверхности. Такое же воронковидное строение имеет Craterellus, плодовые тела которого более или менее мясисты и развиваются прямо на почве. Craterellus весьма приближается к Cantharellus (лисички) также с воронковидными плодовыми телами, но более широко развернутыми в верхней части. Гимений развивается здесь на продольных (радиальных) складках на наружной (нижней) поверхности, весьма сходных с гименофором Agaricaceae (рис. 240).

Несколько иной путь эволюции намечается у Cyphella и Solenia. Плодовые тела их также вертикальные, воронковидные или трубковидные, но несут гимений на внутренней (морфологически верхней) поверхности. Такое строение намечается у некоторых Aleurodiscus (род близкий к Corticium), где благодаря разрастанию нижних слоев ресупинатное плодовое тело принимает блюдцевидную форму. У Cyphella и Solenia то же развитие пошло еще дальше.

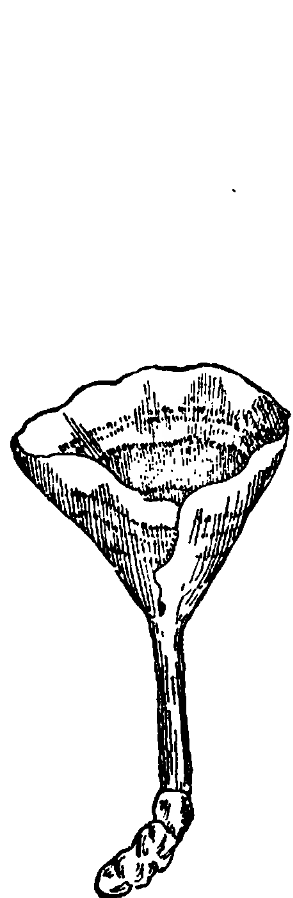


Рис. 238. Плодовое тело Stereum elegans.

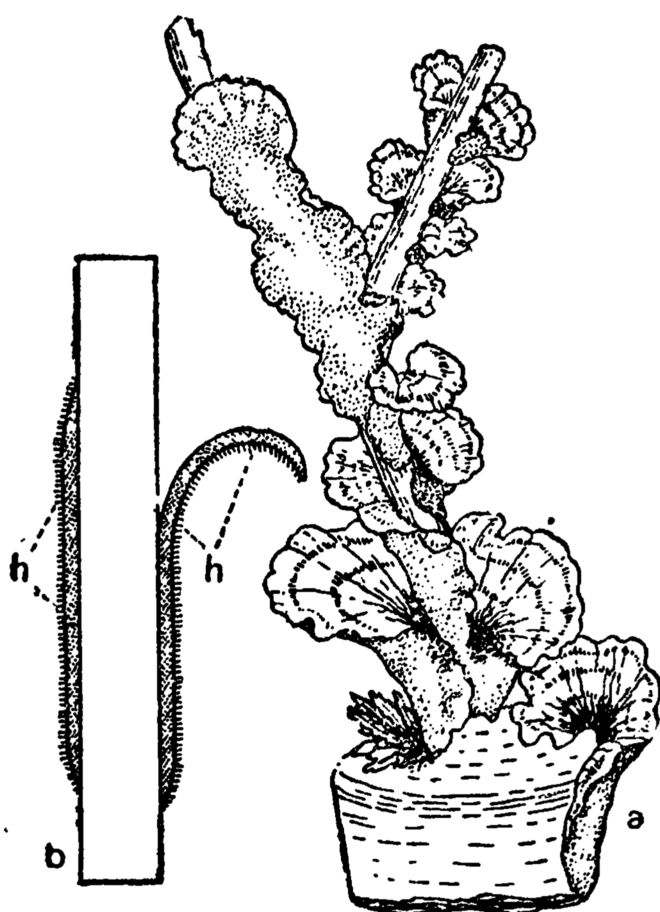
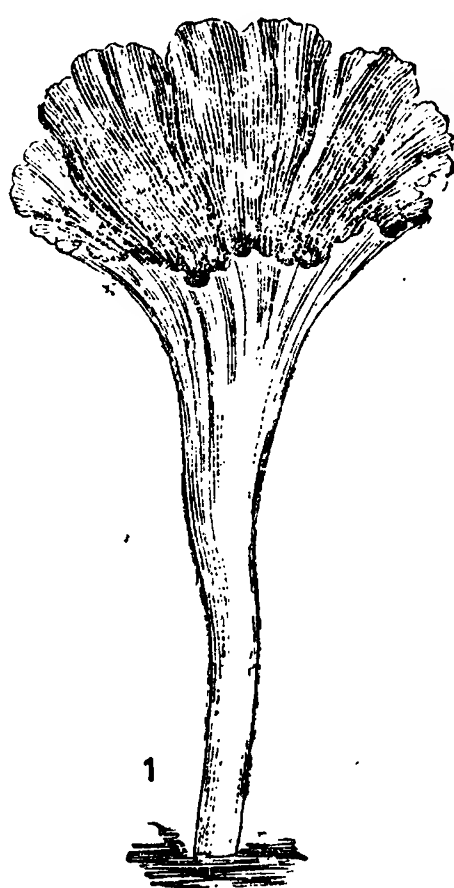


Рис. 239. *a* — плодовые тела Hymenochaete tabacina, *b* — схема расположения гимения (h).



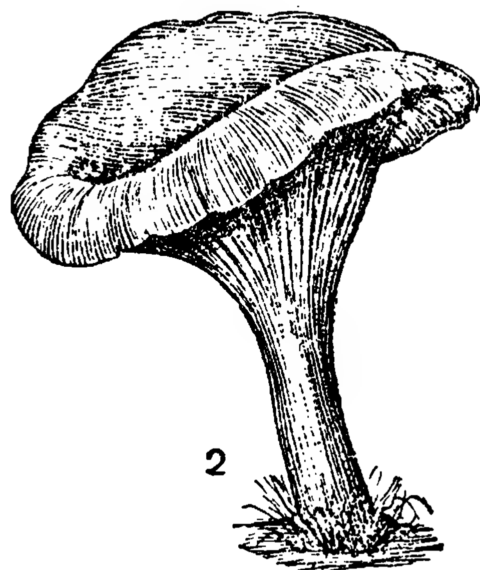


Рис. 240. *1* — Craterellus, *2* — Cantharellus.

Цитологически развитие базидий изучено у немногих сравнительно представителей Thelephoraceae и оказалось, что здесь встречается и стихобазидиальный, и хиастобазидиальный типы. К первому принадлежат некоторые Craterellus, близкий к нему Cantharellus и, повидимому, Thelephora palmata. У первых двух развитие изучено подробнее: здесь нередко наблюдается и третье деление в базидии, а число спор на ней иногда превышает обычные четыре (рис. 225). Наоборот, Hypochnus, Corticium, Stereum и др. принадлежат к хиастобазидиальному типу. Таким образом, в семействе Thelephoraceae высота организации, судя по строению плодового тела, с одной стороны, и по развитию базидий, с другой — не совпадает; обстоятельство, которое заставляет некоторых авторов разбивать эту группу. Особо нужно отметить, что Cantharellus по мясистой консистенции плодовых тел и пластинчатому гименофору относится многими систематиками к Agaricaceae, но стихобазидиальный тип базидий, не свойственный Agaricaceae, дает некоторые основания и для отнесения его к Thelephoraceae.

Практическое значение. Craterellus clavatus и Cantharellus cibarius (лисички) — съедобны. Coniophora cerebella — распространенный разрушитель древесных построек (так называемый «погребной гриб»). Stereum hirsutum и S. frustulosum — паразиты на дубе. Последний вызывает

очень характерное разрушение его древесины, известное под названием «куропатка» (древесина делается пятнистой, подобно куропатке). Stereum purpureum — паразит на плодовых деревьях. Многие другие сапрофитные виды Stereum, Corticium и близких к ним вызывают гниль древесины в лесу и отчасти на складах. Thelephora terrestris (T. laciniata) почвенный гриб, заглушающий иногда плодовыми телами сеянцы хвойных. Hypochnus solani и H. terrestris — паразиты картофеля и многих других растений (в том числе и сеянцев древесных пород).

2. Сем. Clavariaceae. Рогатиковые. Известно около 400 видов, чаще всего почвенных сапрофитов в лесах; в роде Typhula встречаются и паразиты. Clavariaceae характеризуются тем, что их плодовые тела мясистые, прямо стоящие, простые или ветвящиеся, с более или менее округлым поперечным сечением. Гимений покрывает их со всех сторон (рис. 241).

Наиболее обширный род, Clavaria (до 300 видов), включает виды с неветвящимися булавовидными плодовыми телами или ветвящимися коралловидно. Цитологическое изучение некоторых из них показало, что здесь в пределах сходных по внешности видов встречается и стихобазидиальный, и хиастобазидиальный типы развития базидий. К первому принадлежат Cl. falcata, Cl. rugosa, Cl. cinerea, Cl. grisea и нек. др. В базидии у них происходит три деления ядер. У Cl. falcata на ней образуется 6—8 базидиоспор, у других обыкновенно

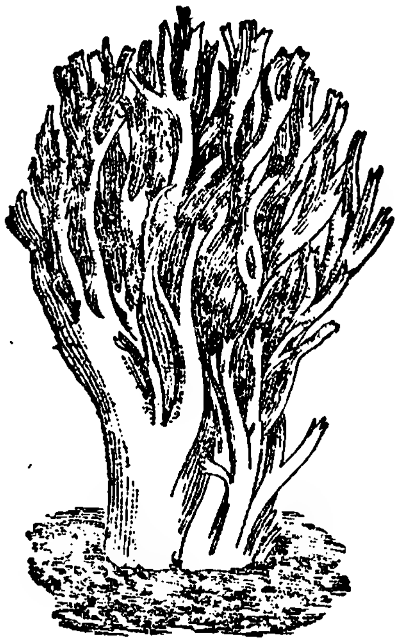


Рис. 241. Clavaria cristata.

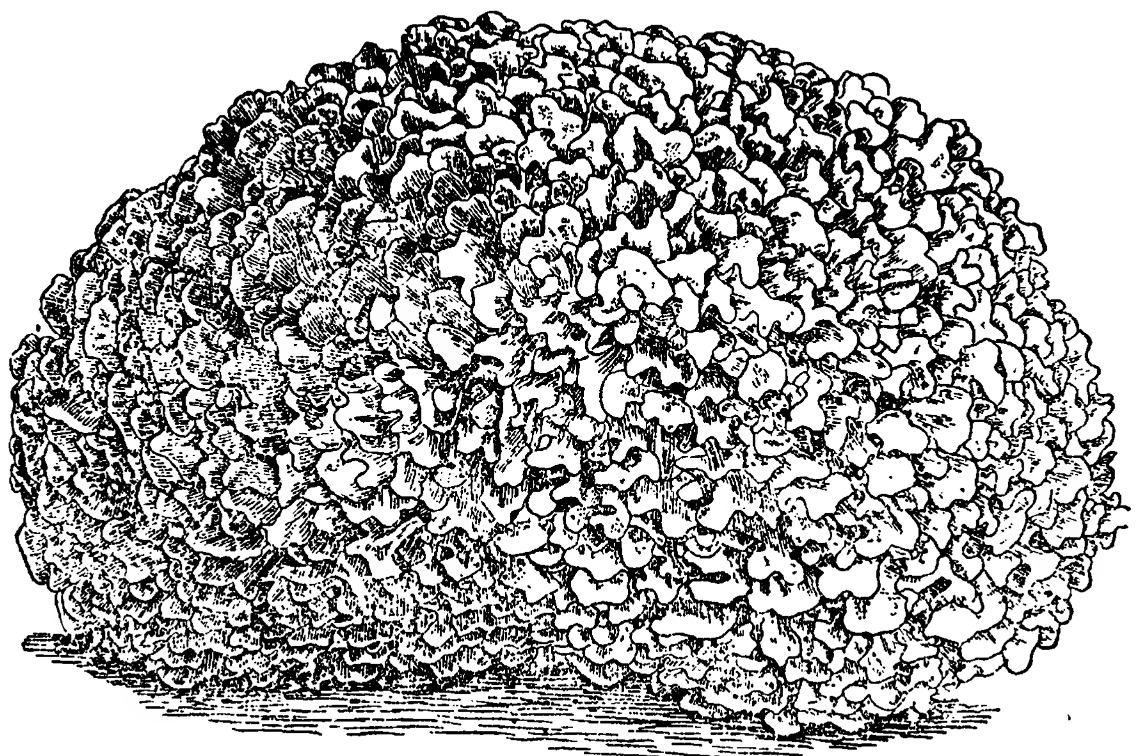


Рис. 242. Sparassis ramosa.

по 4, а у Cl. cinerea — только две. Другие изученные виды Clavaria оказались типичными хиастобазидиальными с двумя делениями ядер в базидии. Представители других родов цитологически не изучены.

Sparassis — крупный почвенный гриб с сильно разветвленным плодовым телом. Конечные разветвления плоские и несут гимений только на нижней поверхности (рис. 242). Typhula имеет плодовые тела очень тонкие, обычно неразветвленные или мало разветвленные. Концы их обыкновенно утолщены и покрыты со всех сторон гимением. У большинства видов Typhula плодовые тела развиваются из склероциев.

Как почвенные лесные грибы Clavariaceae относятся, повидимому, к микоризообразователям. В искусственной культуре они не изучены.

П р а к т и ч е с к о е з н а ч е н и е. Виды Clavaria и Sparassis в молодости съедобны (ядовитых видов здесь неизвестно). Особенно ценятся Sparassis ramosa и Clavaria flava. Некоторые виды Typhula имеют известное значение как паразиты. Таковы: T. betae — на свекле (особенно при хранении ее), T. graminum на различных злаках; T. trifolii на клевере и некоторые другие.

3. Сем. Hydnaceae. Ежовиковые. В семействе Hydnaceae разные авторы насчитывают от 250 до 500 и даже больше видов. Большинство их развивается на древесных субстратах в качестве сапрофитов или паразитов; некоторые растут на почве.

Для Hydnaceae характерно, что гимений развивается на особых выростах

плодового тела — гименофорах, имеющих форму бородавок, шипов или зубцов. Подобно Thelephoraceae здесь можно проследить эволюцию плодовых тел от ресупинатных до прямо стоящих, достигающих здесь, на высшей ступени, резкого расчленения на центральную ножку (пенек) и сидящую на нем шляпку с гименофором на нижней стороне ее. Интересно, что все этапы этой эволюции можно видеть у представителей одного рода Hydnum.

Наиболее простым представителем Hydnaceae может служить Mucronella, встречающаяся на гнилой древесине. У нее по существу не образуется плодового тела, а на субстрате пучками развиваются только гименофоры в виде тонких, сравнительно длинных (несколько миллиметров) шипов, прямых или изогнутых. Их поверхность покрыта гимением. У представителей Phlebia, Odontia, Radulum и др., встречающихся также преимущественно на древесине или на коре отмерших древесных сучьев, имеются ресупинатные плодовые тела в виде кожистых или восковатомясистых корочек, распростертых по субстрату. На их поверхности располагается гименофор: у Odontia — в виде небольших (несколько десятых миллиметра) бородавочек, у Phlebia — в виде более или менее радиально расходящихся складочек с зазубренным свободным краем, а у Radulum — в виде более крупных неправильных тупых бугорков.

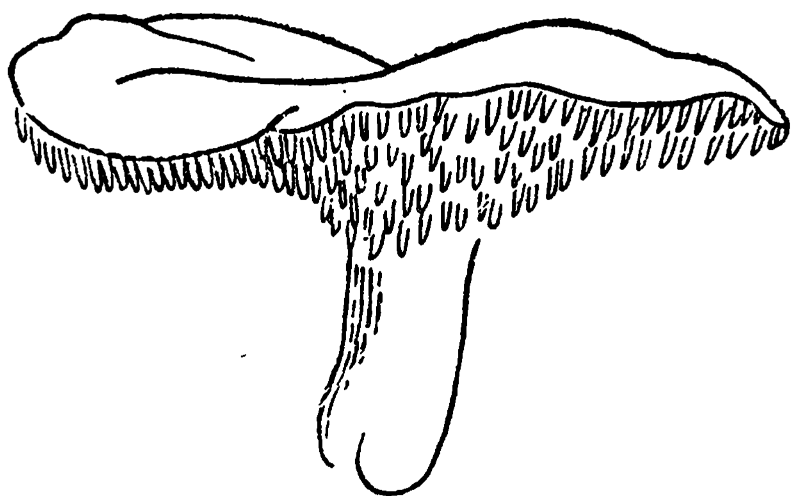


Рис. 243. Hydnum repandum.

Важнейший род Hydnum имеет более правильно развитый гименофор в виде конических удлиненных шипов, равномерно распределенных (не скученных и неправильно разбросанных, как это часто бывает в предыдущих родах). Плодовые тела у некоторых видов ресупинатные (например у H. macrodon). У других они более или менее отстают от субстрата и представлены или консолевидно отходящими от вертикального субстрата (ствол дерева) пластинками, нередко сериями расположенными друг над другом (например у H. septentrionale),— или сильно разветвленные, как у Clavaria, но с шипами гименофора на конечных разветвлениях (H. coralloides). Наконец, у высших представителей имеется диференцировка на шляпку и пенек: у H. auriscalpum, очень обычном сапрофите на опавших сосновых шишках, пенек прикрепляется около края шляпки (рис. 244), а у H. repandum, сапрофита на лесной почве, он центральный (рис. 243).

Род Irpex характеризуется сплющенными пластинчатыми шипами гименофора, которые в основании соединяются друг с другом, образуя нечто вроде сетки. Плодовые тела здесь или ресупинатные (например у I. obliquus), или отстающие консолевидные (I. fuscoviolaceus), иногда даже с короткой боковой ножкой (I. pendulus) [1].

У всех этих прямостоящих или приподнимающихся от субстрата видов Hydnum и Irpex гименофор развивается на стороне, обращенной книзу, и шипы его ориен-

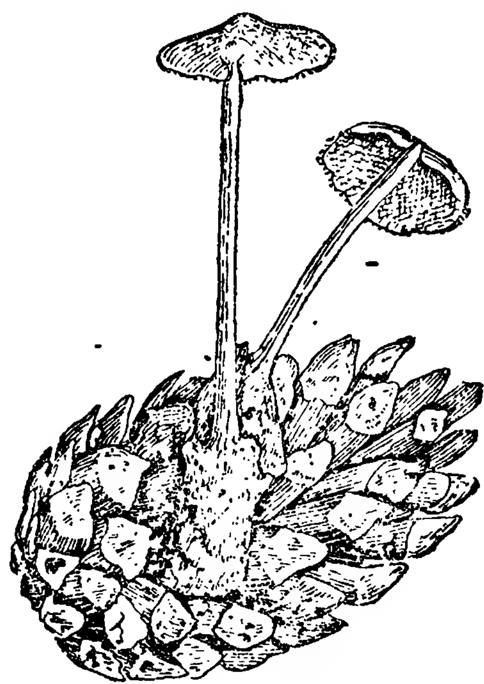


Рис. 244. Плодовые тела Hydnum auriscalpum на шишке сосны.

[1] В семействе Hydnaceae имеется немало переходных форм к другим семействам гименомицетов. Так Odontia и Phlebia с их мало выступающим, неравномерно развитым гименофором, сближаются с низшими Thelephoraceae, которые имеют такое же ресупинатное плодовое тело и где гимениальная поверхность бывает иногда не совсем гладкой, а слегка морщинистой или бородавчатой. С другой стороны, Mucronella весьма напоминает мелких Clavariaceae с пучком расположенными плодовыми телами (каждый шип гименофора Mucronella соответствует плодовому телу Clavaria). Наконец Irpex весьма тесно примыкает к Polyporaceae. На ранних стадиях здесь образуется на плодовом теле настоящая система неправильных трубочек, и лишь позднее, благодаря разрастанию их краев, получаются свободные плоские зубцы. Вполне возможно, что некоторые виды Irpex представляют по существу только переросшие трутовики, с которыми их сближает сложение плодового тела, его плотная кожистая консистенция и, наконец, образ жизни (сапрофиты и паразиты на древесных стволах и ветвях).

тированы более или менее вертикально. Также и у ресупинатных форм, если они растут на вертикальном субстрате, шипы пригибаются вниз, что облегчает отпадение спор.

Цитологически Hydnaceae изучены слабо. Относительно Hydnum repandum имеется указание, что деление ядра происходит здесь в продольном направлении базидии, т. е. стихобазидиально, остальные роды относятся, повидимому, к хиастобазидиальному типу[1].

Практическое значение. Съедобны: Hydnum repandum, близкий к нему H. imbricatum, а также H. coralloides. Из наиболее важных паразитных видов можно указать на Hydnum setosum (H. Schiedermayri) — на яблонях, H. diversidens — на дубе и Irpex fuscoviolaceus — на сосне. Все они вызывают разрушение древесины хозяина и в конце концов ведут его к гибели. Функция разрушения древесины свойственна также и многим сапрофитным Hydnaceae, для которых наиболее обычный субстрат представляют древесные остатки.

4. **Сем. Polyporaceae**. Это обширное семейство содержит, вероятно, не менее 2000 видов, как паразитов, так и особенно сапрофитов, причем здесь еще больше, чем в предыдущем семействе Hydnaceae, выражена преимущественная связь с древесинным субстратом. Огромное большинство Polyporaceae живет сапрофитно на древесине или паразитно на древесных стволах и вызывает различные гнили древесины, являясь в природе и хозяйстве человека важнейшим фактором ее разрушения (см. стр. 139). Крупное исключение представляет здесь Boletus и немногие близкие к нему роды, живущие в качестве почвенных сапрофитов и являющиеся вместе с тем в большинстве, повидимому, обязательными микоризообразователями с различными древесными породами. Цитологически по развитию базидий все изученные в этом отношении Polyporaceae оказались принадлежащими к хиастобазидиальному типу.

Семейство Polyporaceae может быть разделено на следующие 4 подсемейства.

1. Meruloideae. Гименофор в виде невысоких, неправильно анастомозирующих складок. Плодовые тела мягкие, чаще всего ресупинатные или отстающие от субстрата.

2. Polyporoideae. Гименофор большей частью трубчатый, иногда в виде анастомозирующих пластинок. Плодовые тела ресупинатные или консолевидные, иногда с боковой, реже с центральной ножкой, большей частью деревянистые или кожистые.

3. Fistulinoideae. Гименофор в виде несросшихся боками трубочек, замкнутых в молодости на свободном конце. Плодовые тела мясистые.

4. Boletoideae. Гименофор из сросшихся боками трубочек, легко отделяющихся от остальной массы плодового тела. Плодовые тела мясистые, чаще всего с центральной ножкой и шляпкой.

Подсем. Meruloideae. Наиболее известный представитель Merulius lacrymans (домовой гриб) — важнейший разрушитель деревянных частей построек. Он развивается в сырых, плохо проветриваемых зданиях на древесине с содержанием воды от 28 до 60% от веса сухого вещества. Таким образом, ни слишком сухая, ни слишком влажная древесина не подвержена нападению со стороны домового гриба. Последняя вследствие того, что в ней содержится слишком мало воздуха, а гриб резко аэробен. Заражается древесина мицелием или спорами, которые дают мицелий, проникающий внутрь субстрата, а также разрастающийся на его поверхности в виде обильных

---

[1] Указание на стихобазидиальность принадлежит Maire (1902). Это мимоходом сделанное замечание, далеко не достаточно обоснованное и касающееся только одного H. repandum (из нескольких десятков известных видов Hydnum), считается тем не менее некоторыми (Гейман) достаточным основанием, чтобы разбить Hydnaceae на два самостоятельных семейства: собственно Hydnaceae (один род Hydnum) и Radulaceae (остальные, которые вообще не изучены цитологически). Это обстоятельство необходимо отметить как пример одностороннего увлечения цитологическими, при том совершенно недостаточными и отрывочными данными.

ватообразных скоплений сначала белого цвета с желтыми пятнами. Позднее он спадается и приобретает пепельно-серый оттенок. Из мицелия домового гриба развиваются шнуры, достигающие толщины карандаша и нескольких метров в длину. Благодаря присутствию в них проводящих элементов (см. стр. 27), по ним хорошо передается вода, и вследствие этого Merulius может перекидываться на значительное расстояние по субстрату, не способному поддерживать его существование (например из одного этажа на другой по кирпичной стене). Встретив в новом месте снова подходящие субстрат и влажность, гриб снова может развиваться в мицелий. Действие его на древесину принадлежит к типу деструктивного разрушения. Древесина темнеет, теряет свою прочность, так что легко растирается между пальцами в порошок и при высыхании растрескивается продольными и поперечными щелями на кубические участки. Химически воздействие Merulius на древесину выражается на ранних стадиях в извлечении в первую очередь целлюлозы, а затем начинают разрушаться и лигниновые вещества.

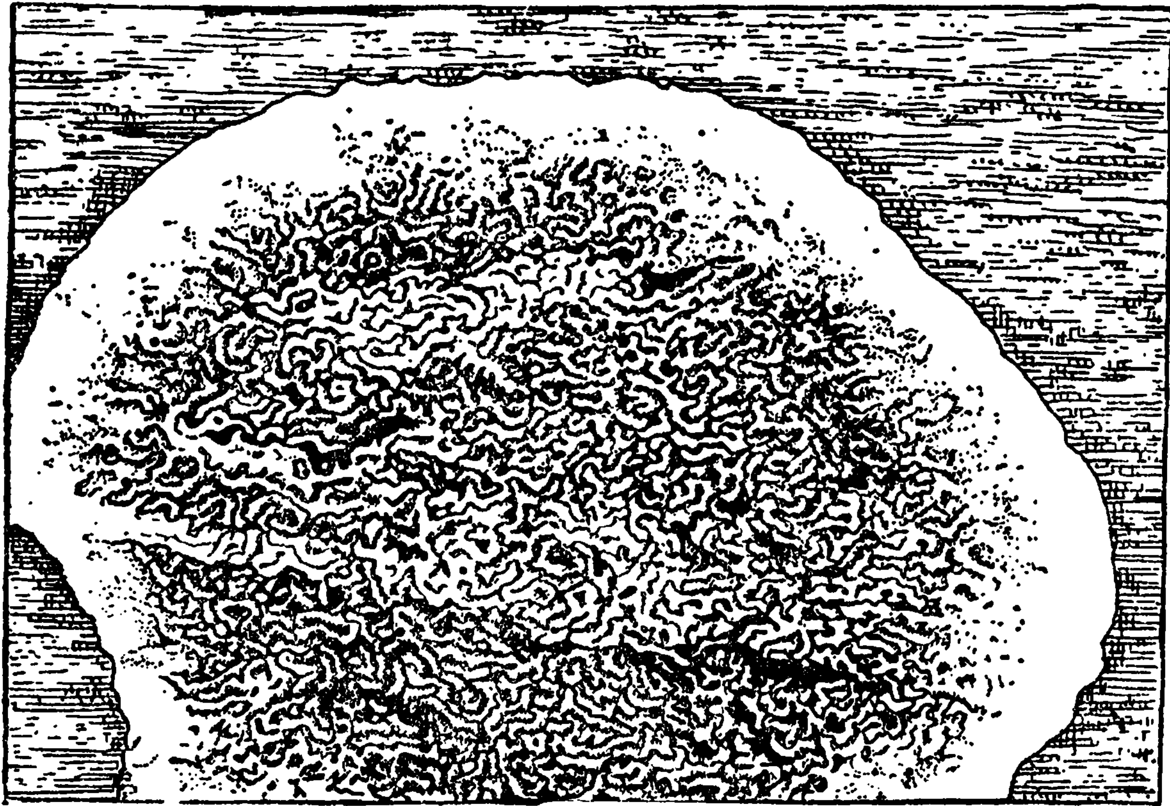


Рис. 245. Плодовое тело Merulius lacrymans.

Плодовые тела большей частью ресупинатного типа, в виде мягких лепешек, достигающих иногда до 0,5 *м* в диаметре. В молодости они, как и мицелий, выделяют капли жидкости, как бы слезы, что и послужило основанием для видового названия lacrymans (плачущий). Покрывающий свободную поверхность плодового тела гименофор весьма неправильный, в виде низких переплетающихся складок (рис. 245). При развитии базидиоспор он получает от них желтобурую окраску, типичную для зрелого плодового тела. Merulius lacrymans известен только в постройках, реже на лесных складах. Другие виды рода Merulius, наоборот, встречаются в лесу. Таковы, например, M. silvestris и довольно частый у нас M. tremellosus. Плодовые тела последнего большей частью консолевидные и имеют студенистую консистенцию (рис. 246).

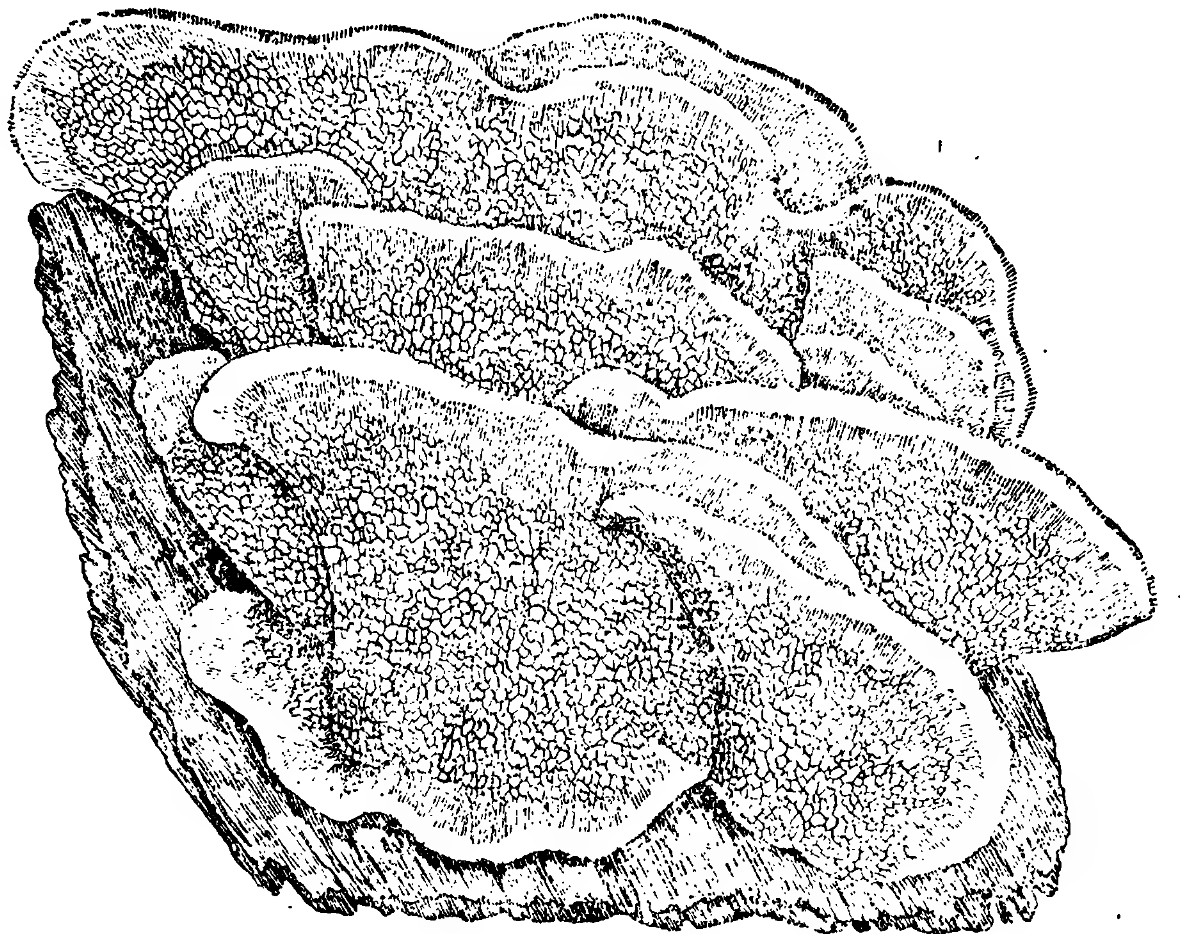


Рис. 246. Плодовое тело Merulius tremellosus.

Подсем. Polyporoideae. Сюда относится наибольшее количество представителей семейства Polyporaceae. Здесь можно отметить следующие:

Из рода Poria важнейшим представителем нужно счесть P. vaporaria, — другой домовой гриб, весьма сходный по мицелию на более молодых стадиях, а также по характеру разрушения древесины с Merulius.

Плодовые тела у P. vaporaria ресупинатные, фактически состоят из одного только гименофора, образованного трубками.

К роду Fomes относятся наиболее распространенные, так называемые трутовики — паразиты и полусапрофиты на стволах деревьев. Их мицелий рас-

пространяется в древесине, вызывая различные гнили ее, ведущие к дуплистости дерева и ветровалу. Плодовые тела здесь большей частью консолевидные, копытообразные, твердой, почти деревянистой консистенции (рис. 247). Они многолетние и нарастают из года в год как в ширину, так и в толщину, причем расположенный на нижней стороне плодового тела трубчатый гименофор на следующий год не функционирует и покрывается новым слоем трубок, также функционирующих только один год и т. д. (рис. 248). Из главнейших представителей этого рода можно указать Fomes annosus — корневой паразит сосен и елей. Плодовые тела его образуются на корнях у основания ствола. Они — неправильной формы, распростертые или чаще отстающие одним боком от субстрата.

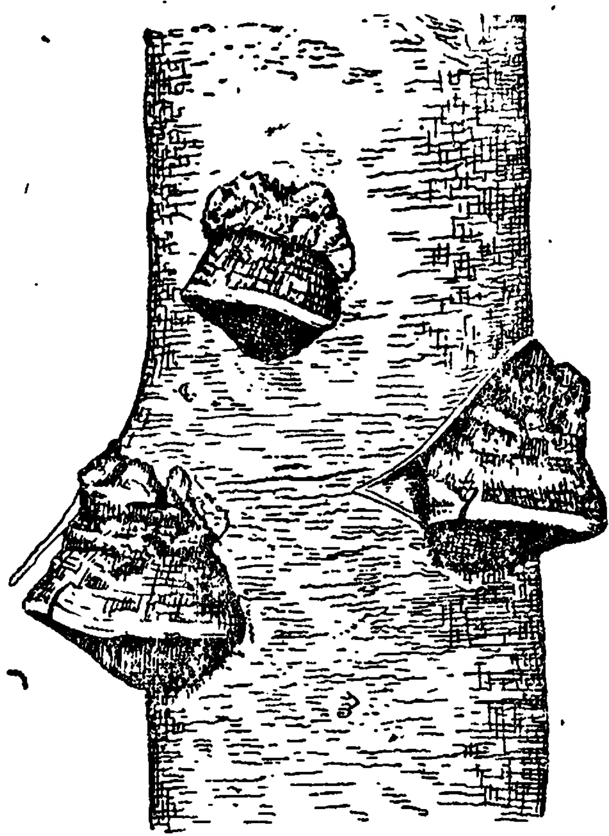


Рис. 247. Плодовые тела Fomes igniarius на стволе ооины.

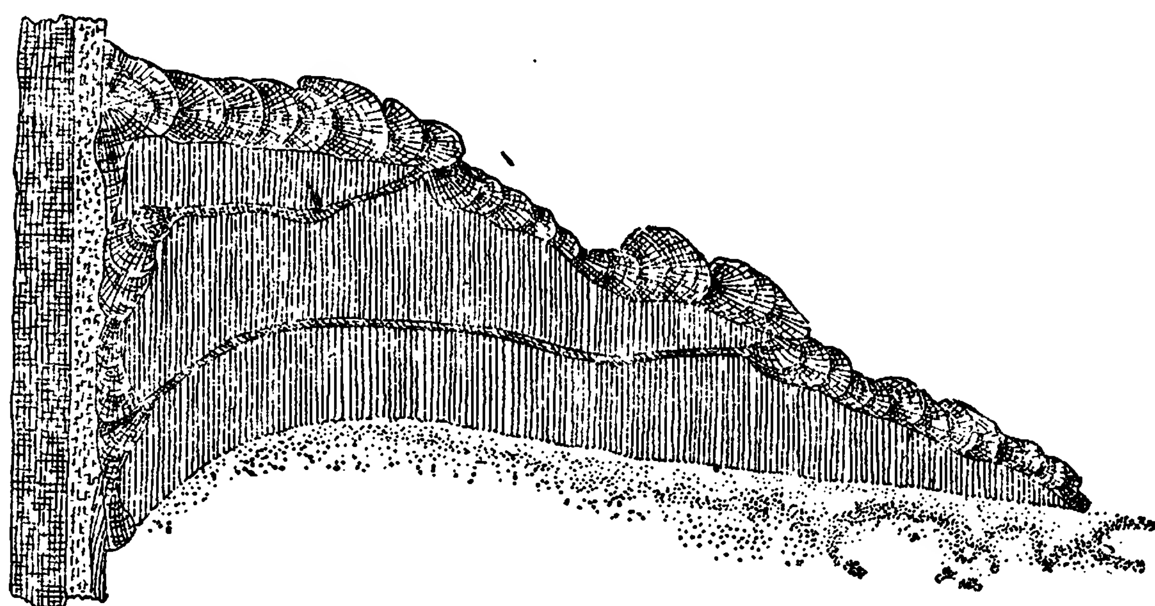


Рис. 248. Разрез трехлетнего плодового тела Fomes applanatus.

Этот вид, изученный особенно Брефельдом, интересен тем, что на мицелии его в культуре образуются обильные конидиальные спороношения в виде простых или ветвящихся конидиеносцев, вздутых на концах и несущих здесь на тонких стеригмах конидии (конидиеносцы типа Oedocephalum) (рис. 231). Иногда эти конидиеносцы развиты слабо, несут на конце небольшое количество спор и напоминают в таком состоянии базидии, что и послужило Брефельду в свое время основанием для его построений относительно происхождения базидии из конидиеносца. Fomes ungulatus (F. pinicola) растет преимущественно на пнях хвойных и лиственных деревьев (могут быть разные биологические формы). F. fomentarius — настоящий трутовик, развивается чаще на мертвых уже деревьях, особенно на березах. F. igniarius — ложный трутовик, наиболее частый у нас вид на различных лиственных деревьях. F. applanatus (Ganoderma applanatum) с крупными многолетними, но довольно плоскими плодовыми телами, развивается чаще всего на пнях как лиственных, так и хвойных пород (рис. 248 и 249). F. officinalis на лиственнице.

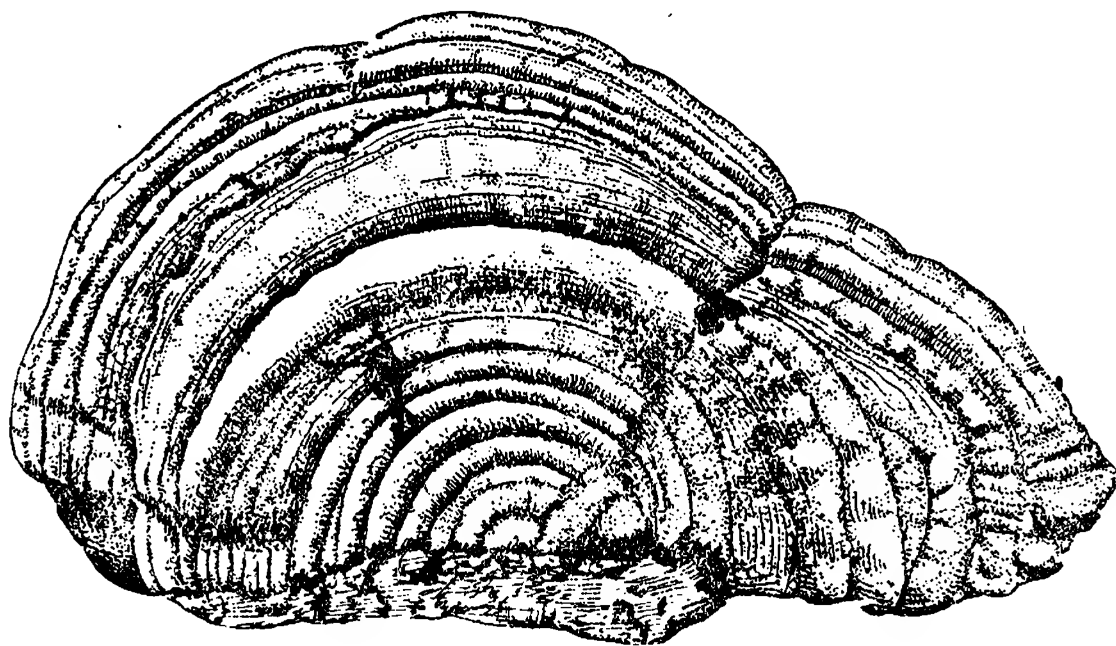


Рис. 249. То же плодовое тело (срав. рис. 248) сверху.

Trametes. Важнейшим представителем этого рода нужно считать T. pini. Он вызывает очень распространенное на старых соснах повреждение древесины, известное на ранних стадиях под именем краснины, а потом красной гнили. Плодовые тела T. pini похожи на Fomes, такие же твердые, копытообразные и многолетние, но отличаются тем, что гименофор продолжает функционировать из года в год, лишь удлиняясь нарастанием концов трубочек. Благодаря этому на вертикальном разрезе через плодовое тело гименофор

здесь не слоистый, как у Fomes, а однородный, и промежутки между трубками заполнены тканью такой же консистенции, как и в верхней части плодового тела. Эти признаки характерны для всего рода Trametes. Из других видов можно упомянуть T. suaveolens на ели и T. odorata — на ивах. У обоих (как и у многих других видов) плодовые тела с сильным ароматическим запахом, у первого — анисовым, и у второго — ванильным.

Polyporus. Плодовые тела большей частью мягкие, однолетние. P. sulfureus — на различных лиственных деревьях, P. betulinus — на березе, P. squamosus — на различных лиственных породах (рис. 250). У последнего плодовые тела нередко с ножкой, чаще всего боковой, а иногда даже центральной. Сюда же относится бразильский P. sapurema и австралийский P. mylittae и некоторые другие. Их плодовые тела вырастают из гигантских склероциев, достигающих 20 *кг* веса (рис. 25, *1*).

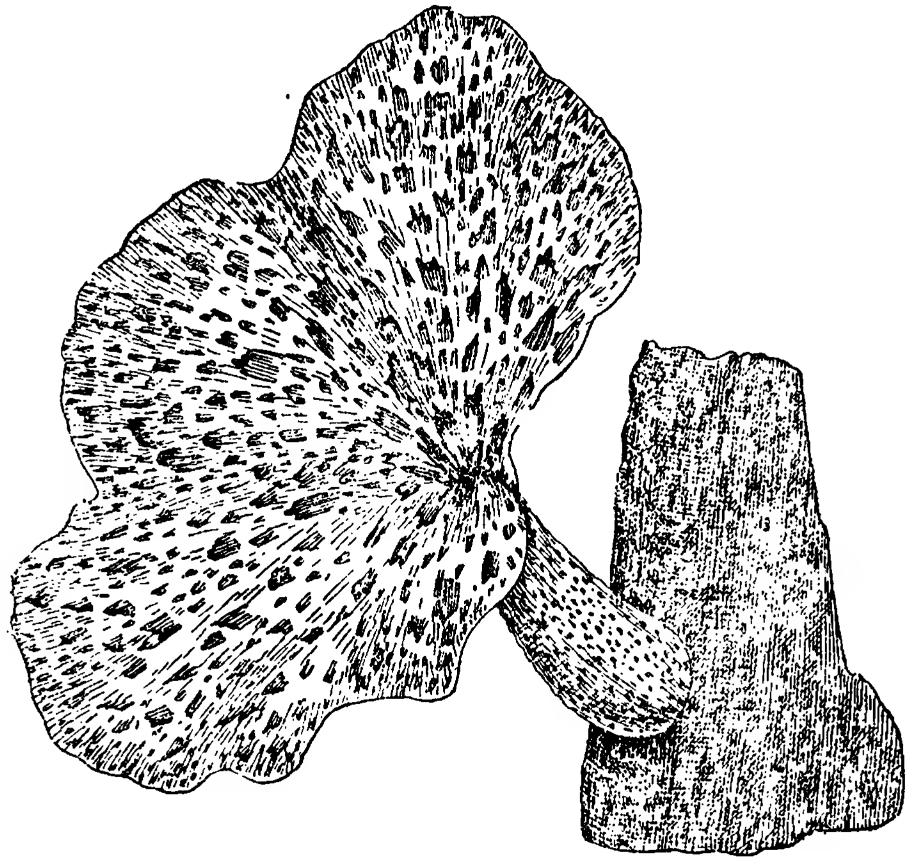


Рис. 250. Polyporus squamosus.

Polystictus отличается от Polyporus более тонкими кожистыми плодовыми телами. По форме они чаще консолевидные, нередко черепитчато расположенные друг над другом (P. versicolor), иногда с боковой или даже центральной ножкой (P. perennis).

Daedalea. Гименофор лабиринтообразный из пластинок, анастомозирующихся и образующих различной формы ячеи. Плодовые тела деревянистые, большей частью консолевидные, многолетние. D. quercina на мертвой древесине, преимущественно дубов; часто на шпалах, могильных крестах и т. д.

Lenzites. Сложение гименофора из пластинок здесь выражено еще резче, чем у Daedalea. Плодовые тела кожистые, плоские, чаще консолевидные, иногда ресупинатные. L. sepiaria на мертвой древесине хвойных. Один из наиболее распространенных разрушителей древесины на лесных складах, также шпал, телеграфных столбов и т. п. (рис. 251).

Подсемейство Fistulinoideae известно главным образом по роду Fistulina, с наиболее известным видом F. hepatica, паразитирующим преимущественно на стволах дубов. Плодовое тело здесь крупное, мясистое, с обильным красным млечным соком. Оно имеет форму языка, суженного в короткую боковую ножку. Снизу на плодовом теле развивается гименофор в виде обособленных (не сросшихся боками) трубочек; они замкнуты первоначально на свободном конце и потом раскрываются.

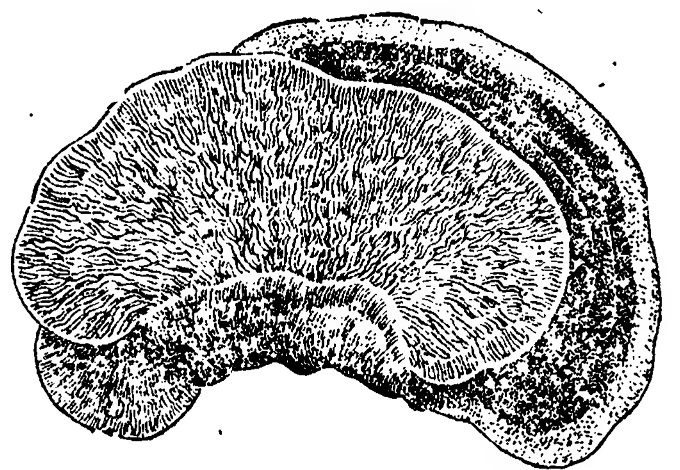


Рис. 251. Lenzites sepiaria, плодовое тело, снизу гименофор.

Подсемейство Boletoideae представлено главным образом обширным родом Boletus (около 300 видов). Сюда относятся почвенные грибы с мясистыми телами, состоящими из центрального пенька и шляпки. Последняя в молодости прижата к пеньку, и нижняя ее сторона, несущая трубчатый гименофор, отчасти прикрыта исчезающим затем покрывалом (гемиангиокарпные формы; см. рис. 252). К роду Boletus принадлежат важнейшие съедобные грибы (см. стр. 149). По образу жизни, повидимому, все они обязательные микоризообразователи. Споры Boletus не прорастают при обычных условиях культуры, и хотя удается добиться некоторого роста их мицелия (выделенного из мякоти плодового тела), но растет он крайне медленно и не развивает никаких спороношений.

Практическое значение Polyporaceae исключи-

тельно велико, может быть, больше, чем какой-либо другой группы грибов. Оно определяется прежде всего их ролью разрушителей древесины. Известно, что так называемое гниение древесины есть процесс микологический и преобладающее значение в нем принадлежит именно Polyporaceae. Сухая древесина, защищенная от действия атмосферных осадков, может сохраняться без изменения своих свойств практически неограниченно долго. Также весьма долго сохраняется, особенно у некоторых пород, например дуба, древесина, погруженная в воду. Первая защищена от действия грибов своей сухостью, а вторая избыточной влажностью, создающей недостаток кислорода. Наоборот, древесина, находящаяся в некоторых средних степенях увлажнения или подвергающаяся переменным увлажнениям и относительным высыханиям, представляет подходящий субстрат для развития грибов, вызывающих в ней более или менее скоро явления гниения. Практически это будет главным образом или древесина, находящаяся в сырых помещениях (подвалы, шахты и пр.), или древесина, находящаяся в ближайшем соприкосновении с почвой или водой. Таким образом, особенно подвергаются гниению железнодорожные шпалы, телеграфные столбы на границе между подземной и надземной частями, мостовые и причальные сваи немного выше уровня воды и пр. С другой стороны, и в лесу древесина живых растений также в огромных количествах подвергается гниению, вызываемому главным образом Polyporaceae. Убытки и потери для хозяйства, причиняемые этими процессами гниения, положительно неисчислимы [1].

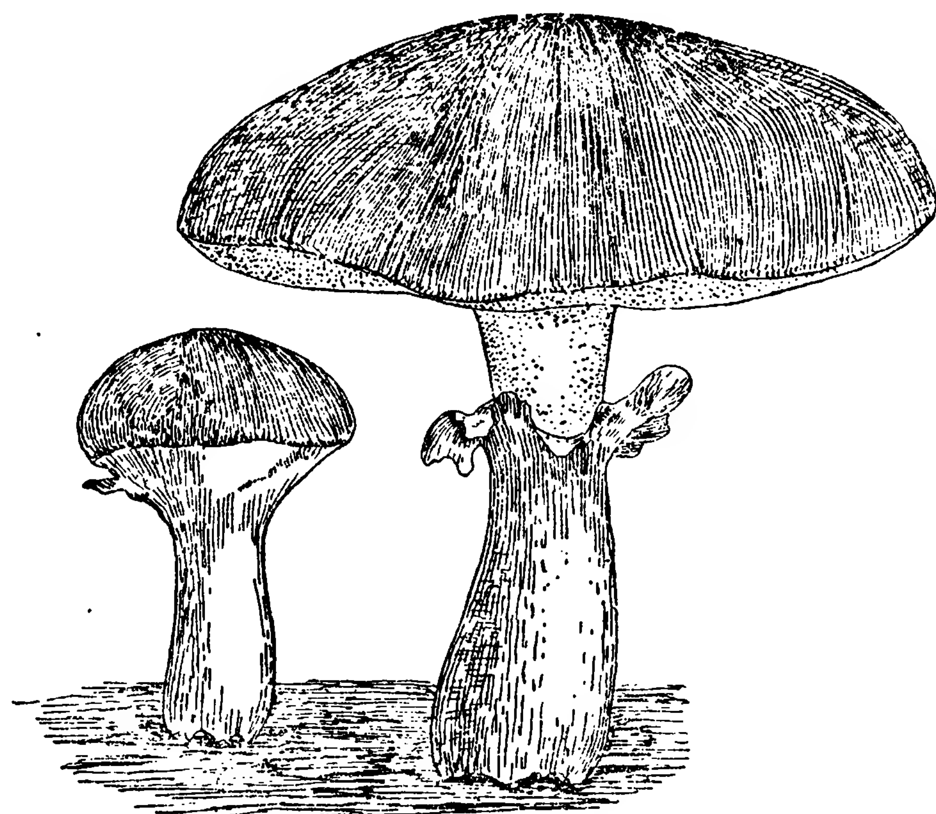


Рис. 252. Развитие плодового тела масленка (Boletus luteus).

С другой стороны, Polyporaceae имеют и положительное значение в виду наличия среди них важнейших съедобных грибов (из рода Boletus).

5. **Сем. Agaricaceae.** Наиболее обширное семейство среди гименомицетов (более 7000 видов). Представители его — в большинстве почвенные сапрофиты, нередко микоризообразователи. Меньшее число видов связано с древесными субстратами: или на живом дереве (Armillaria mellea, Collybia velutipes и др.), или на отмершей, иногда даже обработанной древесине (Lentinus squamosus, Schizophyllum commune). Немногие виды встречаются в качестве паразитов на других грибах (Nyctalis и некоторые другие) (рис. 253).

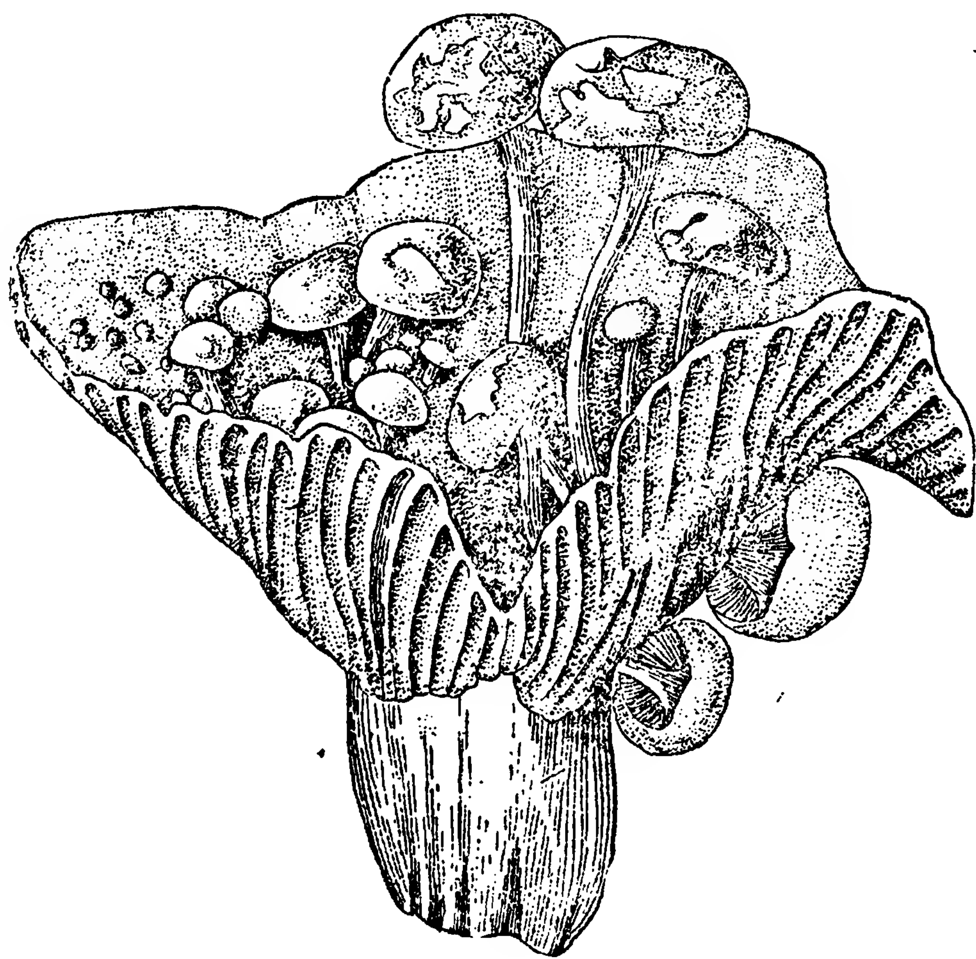


Рис. 253. Плодовые тела Nyctalis asterophora, паразитирующего на сыроежке (Russula).

[1] О величине этих потерь дает представление, например, следующий расчет: на железнодорожной сети СССР находится шпал на сумму около 1,5 млрд. золотых рублей, из них около 20% ежегодно приходится менять вследствие разрушения их грибами. Крепежный лес в шахтах служит обыкновенно только 1 год по той же причине. В общем не будет, вероятно, преувеличением, если сказать, что ежегодно до 10% деловой древесины выводятся из строя, разрушенные грибами. Стоимость ее измеряется миллиардами рублей. Борьба с этими колоссальными потерями может вестись путем предохранения древесины от грибов, что в свою очередь достигается рациональной конструкцией построек, а также пропитыванием древесины антисептиками. В ряде случаев, как шпалы, столбы и пр., может иметь значение только второй способ. Например, пропитка антисептиками сосновой шпалы увеличивает ее службу в среднем с 5 до 15 лет.

Плодовые тела Agaricaceae почти всегда мясистые, однолетние, типично сложенные из центральной большей частью ножки (пенька) и шляпки на ней. Иногда ножка эксцентрическая и даже совсем боковая (например у Pleurotus), а у некоторых даже совсем отсутствует (у некоторых Paxillus). На нижней стороне шляпки расположен гименофор в виде пластинок, радиально расходящихся от центра (ножки) к краю шляпки. Иногда эти пластинки ветвятся и анастомозируют друг с другом, что представляет отчасти переход к Polyporaceae. Пластинки иногда бывают довольно толстые, мясистые, расширяющиеся к основанию (например у Russula), иногда же очень тонки, с параллельными



Рис. 254. Стадии развития плодового тела шампиньона.

боковыми поверхностями (например у Coprinus). С обеих сторон они покрыты гимением, состоящим из базидий, парафиз и иногда цистид. Слой, лежащий под ним, называется субгимениальным слоем. В нем происходит заложение новых базидий, выдвигающихся затем на место отмерших более старых. Анатомически этот слой имеет обыкновенно характер псевдопаренхимы. Средний слой пластинки, называемый трама, представляет обыкновенное ясно гифенное сплетение, нередко с довольно правильным параллельным друг другу прохождением гиф (рис. 235). Реже трама имеет также псевдопаренхиматический характер (например у Russula). Цитологически базидии развиваются по хиастобазидиальному типу.

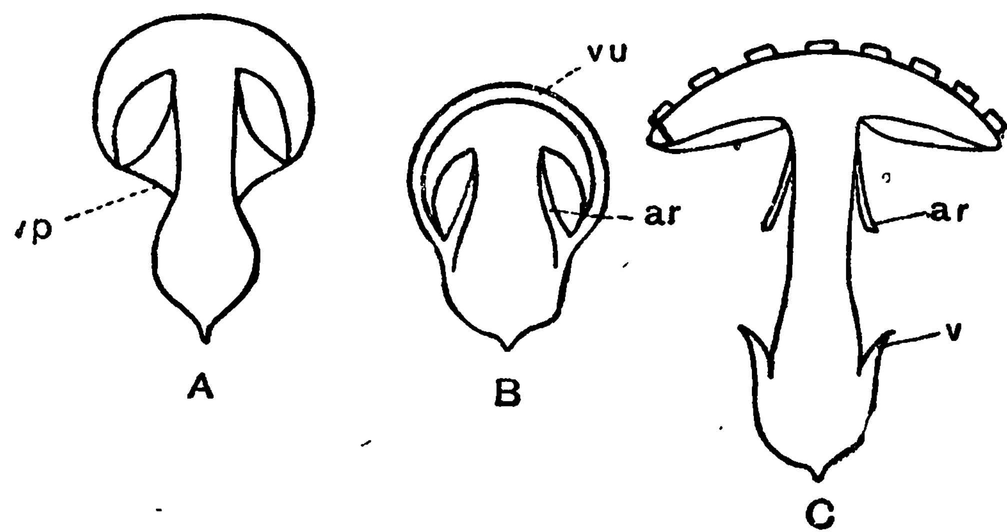


Рис. 255. Схематические разрезы плодовых тел Agaricaceae: *A* — с частным покрывалом (*vp*), *B* — с частным (*ar*) и общим покрывалом (vu), *C* — плодовое тело уже раскрыто: остатки общего покрывала на поверхности шляпки и у основания пенька (v), частное покрывало здесь представлено в виде манжетки (*ar*).

Плодовое тело Agaricaceae залагается в виде округлого сплетения гиф, в котором затем начинается дифференцировка на пенек и шляпку. Гименофор намечается на очень ранних стадиях, притом несколько различно в разных случаях. У одних, как у Hygrophorus или Clitocybe, он залагается открыто на свободной поверхности перетяжки, намечающей отделение пенька от шляпки. Позднее, при значительном разрастании шляпки и заворачивании ее вниз, гименофор оказывается заключенным в узкую, но открытую наружу щель между шляпкой и пеньком. При созревании шляпка разворачивается, и гименофор опять обнажается.

В большинстве случаев гименофор залагается прикрыто в замкнутой кольцевой щели. Шляпка здесь прижата вниз, и гифы, образующие ее край, переходят непосредственно в ткань пенька, образуя так называемое частное покрывало, или velum partiale. Под его прикрытием между шляпкой и пеньком

образуется щель, в которую врастают от шляпки пластинки гименофоров. При развертывании шляпки, которое наступает при созревании, покрывало разрывается (рис. 254). При этом в одних случаях оно отрывается от пенька и остается висеть в виде лоскутьев по краям распускающейся шляпки, а в других, наоборот, отрыв происходит от шляпки, и прикрывающее сплетение остается прикрепленным к пеньку, образуя так называемое кольцо. По месту прикрепления к пеньку различают нижнее и верхнее кольцо (annulus inferior и annulus superior). Первое, более обычное, прикрепляется в средней части пенька, в том его участке, который соприкасался с краем завернутой вниз шляпки. Второе, менее частое, имеет вид воронки, расширенной книзу и прикрепленной в самой верхней части пенька у соединения его с центром шляпки. Такое положение происходит оттого, что при развертывании шляпки натянутое покрывало отрывает вместе с собой периферические слои верхней части пенька и затем само отрывается от края шляпки (рис. 255, В. С.). Такое верхнее кольцо называется также манжеткой, или armilla: оно наблюдается, например, у опёнка (Armillaria mellea).

У Amanita кроме описанного частного покрывала (velum partiale) диференцируется еще общее (velum universale), одевающее весь зачаток плодового тела от вершины до основания. При вытягивании плодового тела оно отрывается от края шляпки и остается у основания пенька в виде воротника и называется в таком состоянии volva. Остатки этого общего покрывала заметны также в виде чешуй или разорванных лоскутьев на верхней стороне шляпки, например у обыкновенного мухомора в виде белых пятен на общем красном фоне поверхности шляпки (рис. 255, С).

Переходом между гимнокарпными по заложению гимения видами и теми, которые снабжены покрывалами, являются такие, у которых это покрывало развито в виде очень рыхлой паутинистой пленки гиф между краем шляпки и пеньком (например Cortinarius), или очень многочисленные виды, у которых покрывало очень рано резорбируется и исчезает бесследно, оставляя открытым гименофор. С другой стороны, некоторое прикрытие достигается у значительного количества видов еще иным способом, именно закручиванием края шляпки улиткообразно внутрь и постепенным расправлением ее при созревании. Это имеет место, например, у рыжика (Lactarius deliciosus), груздя (Lactarius piperatus), свинухи (Paxillus involutus) и многих других.

Истинное покрывало в этих случаях отсутствует или рано исчезает.

Систематическое разделение огромного семейства Agaricaceae встречает весьма большие затруднения вследствие малой изученности, особенно экзотических видов, известных главным образом по гербарным, сильно деформированным экземплярам. Иногда применяется удобное для определителей, но чисто искусственное разделение по цвету базидиоспор (подсемейства Leucosporeae, Ochrosporeae и т. п.). Попытки более естественной системы имеются у Maire (1902) и за ним у Геймана (1926). Следуя в основном за ними, мы можем привести здесь подразделение Agaricaceae на следующие подсемейства.

1. Hygrophoreae. Пластинки гименофора толстые, разной высоты, залагаются открыто (гимнокарпные). Hygrophorus, Nyctalis.

2. Paxilleae. Пластинки гименофора легко отделяются целым слоем от остальной мякоти. Paxillus.

3. Lactarieae. Мякоть плодового тела сложена из участков псевдопаренхиматических клеток, отделенных друг от друга прослойками войлочного сплетения гиф. Lactarius, Russula.

4. Coprineae. Плодовые тела, расплывающиеся по созревании. Большею частью навозные грибы. Coprinus.

5. Marasmieae. Плодовые тела кожистые, различной формы. Marasmius, Lentinus, Schizophyllum.

3. Agariceae. Все остальные.

a) Clitocybeae.

b) Tricholomeae.

c) Amaniteae [1].

1. Подсемейство Hygrophoreae сближается с Cantharellus своей гимнокарпностью и толстыми не равно развитыми пластинками гименофора. По существу Cantharellus с равным правом может быть помещен и среди Thelephoraceae и здесь среди Agaricaceae. Таким образом, граница между этими двумя семействами через посредство промежуточных Cantharellus — Hygrophoreae совершенно стирается [2]. Представителями Hygrophoreae могут служить Hygrophorus и Nyctalis.

Hygrophorus — большой род распространенных у нас почвенных сапрофитов. Плодовые тела нередко с ярко окрашенной, клейкой сверху шляпкой. Hygr. rubescens — съедобен. Nyctalis — паразиты на шляпках Russula и др. Agaricaceae (рис. 253). В плодовых телах Nyctalis развиваются в большом количестве крупные толстостенные хламидоспоры или геммы, у N. parasitica — в пластинках, а у N. asterophora — в мякоти верхней части шляпки (см. рис.32). При этом очень часто самый гимений недоразвивается. Такие же геммы образуются и на мицелии, полученном Брефельдом из базидиоспор.

2. Подсемейство Paxilleae. Подобно предыдущему подсемейству, повидимому, частично гимнокарпное. Плодовые тела грубо мясистые, разной формы: плоские без ножки, с боковой ножкой и с центральной ножкой, с закрученным в молодости краем шляпки. Гименофор образован пластинками с анастомозами между ними и легко отделяется от остальной мякоти плодового тела. Paxillus involutus (свинуха) — съедобен. P. acheruntius — разрушитель древесины в строениях и особенно креплений в копях.

3. Подсемейство Lactarieae. Хорошо ограниченная группа, характеризуемая прежде всего анатомическим строением мякоти плодового тела и большей частью присутствием млечного сока. Плодовые тела мясистые, иногда ярко окрашенные, большей частью с центральной ножкой и шляпкой с закрученным в молодости краем. Почвенные сапрофиты и микоризообразователи. Главные представители Lactarius и Russula отличаются тем, что из первого при разломе вытекает млечный сок, а из второго не вытекает. Lactarius deliciosus (рыжик), L. piperatus (груздь) — хорошие съедобные грибы. Russula — сыроежка. Многочисленные виды этого рода чрезвычайно распространены у нас в лесах. Некоторые съедобны (например R. virescens, R. lepida и др.).

4. Подсемейство Coprineae. Очень характерная группа, представленная главным образом большим родом Coprinus (больше 200 видов). Это очень часто встречающиеся навозные грибы с колоколовидной шляпкой, надетой на центральную ножку. Пластинки очень тонкие, покрытые чрезвычайно правильно построенным гимением из базидий, чередующихся через одну с парафизами. У многих видов, кроме того, развиваются цистиды. Базидиоспоры темно окрашенные, имеющие ростковую пору на вершине. Гимений Coprinus отличается от других Agaricaceae тем, что в нем образуется только одно поколение базидий. У многих видов шляпка при созревании не раскрывается полностью, а остается в виде полураскрытого зонтика. Созревание базидий начинается по ее нижнему краю и продвигается постепенно кверху (к месту прикрепления ножки). После отбрасывания базидиоспор гимений, так же как и несущая его часть пластинки и прилегающая часть мякоти шляпки, подверга-

[1] Приведенная система очень далека от совершенства. Если первые пять подсемейств представляют довольно ясно очерченные группы, то шестое — Agariceae, куда как раз относится большинство видов, есть по существу просто свалочное место, куда собрано все то, что не находит себе другого положения. Впрочем, в этой пестрой группе выделяются все таки некоторые более мелкие подгруппы с известными характерными признаками. Таковы: Amaniteae и отчасти Tricholomeae. Однако главная масса родов остается не распутанной.

[2] На связь Hygrophoreae с Cantharellus, может быть, указывают и некоторые цитологические данные: у Hygrophorus agathosmus, по Maire (1902), наблюдается иногда, подобно Cantharellus, три деления ядра в базидии, хотя, правда, оси делений ориентированы здесь поперечно.

ется автолизу, превращаясь в быстро чернеющую жидкость, стекающую каплями вниз (рис. 256, *1*). Благодаря этому шляпка постепенно снизу вверх укорачивается.

У некоторых других видов, как у Coprinus ephemeroides и Coprinus sterquilinus, шляпка при созревании раскрывается почти до плоского состояния, причем мякоть ее разрывается радиальными трещинами над местом прикрепления пластинок. Эти последние также расщепляются от основания к краю, где остается соединение, и разворачиваются таким образом, что гимений оказывается обращенным прямо вниз (рис. 256, *2*). Автолиз у таких видов выражен менее резко. Виды Coprinus являются обычными навозными грибами. Они хорошо растут в культуре и благодаря этому послужили объектом многочисленных экспериментальных исследований, главным образом по гетероталлизму. Некоторые, как крупный Coprinus comatus, считаются в молодости съедобными.

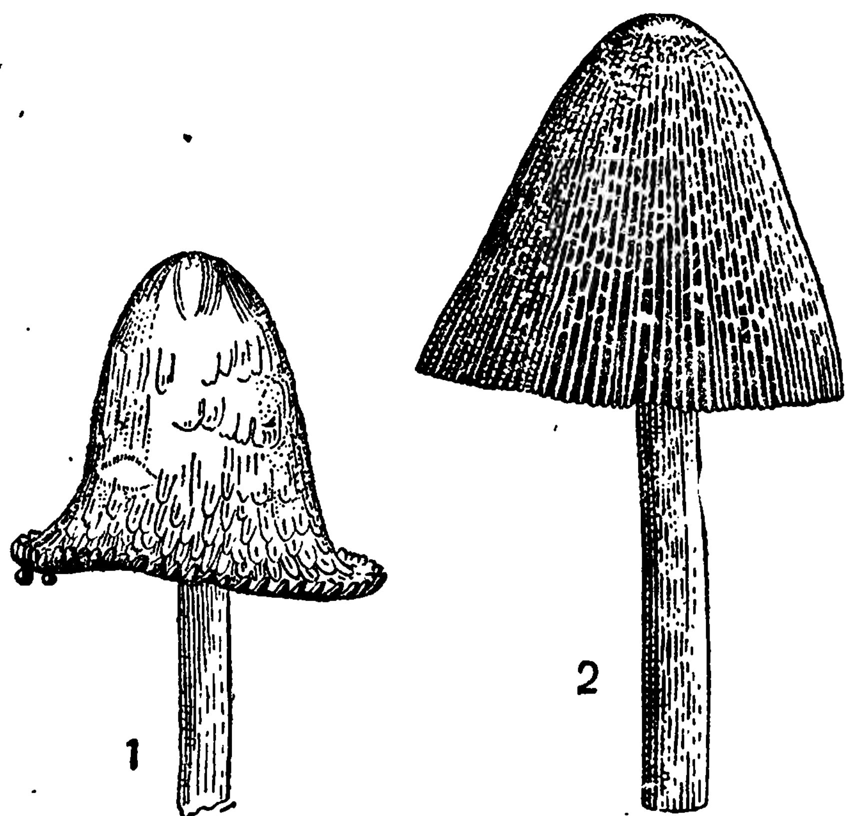


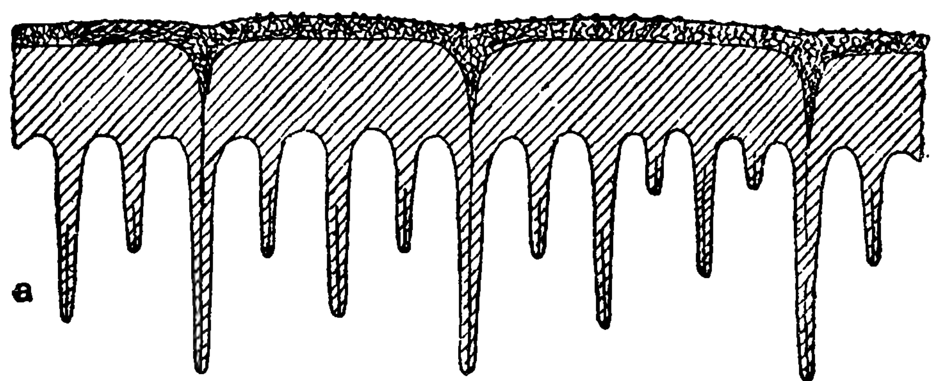
Рис. 256. *1* — Coprinus comatus, автолиз нижнего края шляпки, *2* — Coprinus sterquilinus, радиальные надрывы на расправляющейся шляпке, автолиза нет.



Рис. 257. Schizophyllum commune.

5. Подсемейство Marasmieae. В эту, может быть, не очень естественную группу относятся грибы с не мясистыми, а большей частью с кожистыми плодовыми телами весьма различной внешней формы: от плоских с короткой боковой ножкой до радиальных с центральной ножкой и резко отграниченной от нее дисковидной шляпкой. Гименофор залагается, повидимому, открыто (гимнокарпно). Представителями могут служить роды Marasmius, Lentinus, Schizophyllum.

Schizophyllum commune распространен у нас на старых заборах, шпалах, на лесных складах и пр. Вызывает довольно слабое разрушение древесины. Плодовые тела его тонкие, кожистые, сидящие непосредственно боком или короткой боковой ножкой на субстрате (рис. 257). Гименофор образован пластинками, веерообразно расходящимися от места прикрепления плодового тела. Они неодинаковой высоты и располагаются таким образом, что между двумя более высокими идут 3—4 более низкие. При созревании пластинки расщепляются вдоль по свободному краю к основанию и в случае высыхания закручиваются наружу так, что гимений оказывается прикрытым, а более высокие пластинки, кроме того, прикрывают более низкие. В таком виде плодовое тело может годами выдерживать высыхание; при увлажнении пластинки раскручиваются, и открывшийся гимений быстро начинает отделять базидиоспоры (рис. 258).



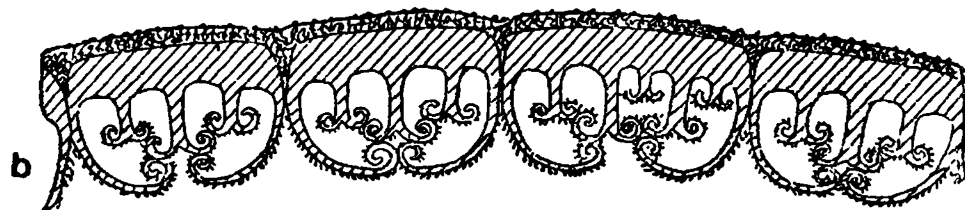


Рис. 258. Schizophyllum commune, разрез плодовых тел: *a* — в увлажненном состоянии, *b* — в сухом состоянии.

Из рода Lentinus наиболее известен L. squamosus, очень распространенный на древесине, особенно на железнодорожных шпалах, и вызывающ

быстрое их разрушение. Плодовые тела воронкообразные без резкой границы между центральной ножкой и шляпкой. Пластинки гименофора низкие, низбегающие на верхнюю часть ножки (форма, весьма напоминающая Craterellus из Thelephoraceae).

Представители рода Marasmius в отличие от двух предыдущих чаще встречаются в качестве почвенных сапрофитов или на опавшей листве и т. п. Плодовые тела здесь с тонкой центральной ножкой и шляпкой в виде зонтика. Некоторые виды употребляются в пищу как приправа (M. scorodonius, M. caryophylleus).

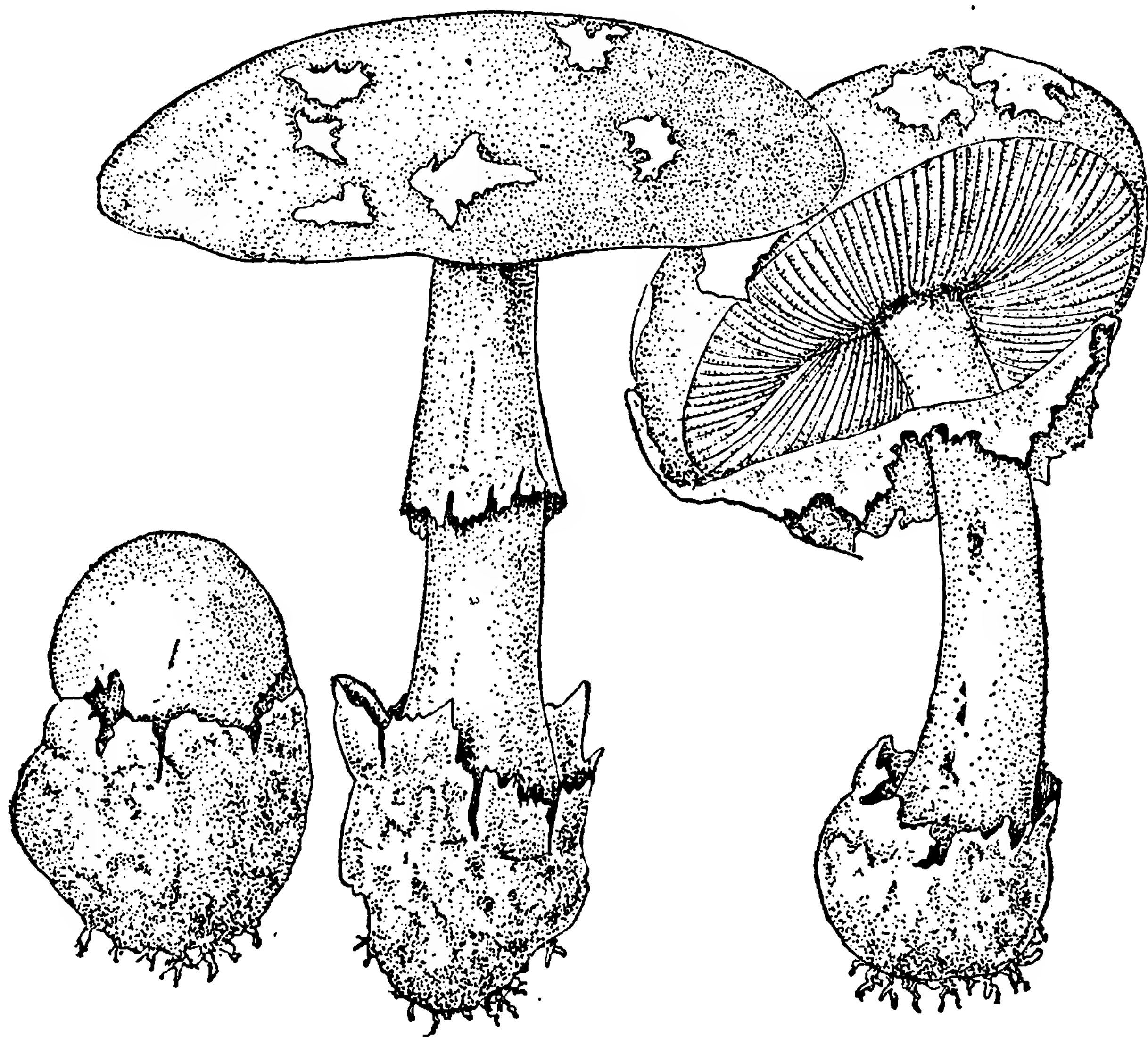


Рис. 259. Amanita phalloides.

К этому же подсемейству относится Panus, виды которого встречаются на пнях и стволах деревьев. У многих из них наблюдается свечение.

6. Подсемейство Agariceae. Из этой огромной и пестрой группы выделяются в качестве более естественных трибы: 1) Clitocybeae, 2) Tricholomeae и 3) Amaniteae.

Clitocybeae характеризуются низбегающими на ножку пластинками гименофора и отсутствием покрывала. Низшие представители, как Clitocybe, примыкают к Hygrophoreae открытым заложением гименофора. У других (Gomphidius) он залагается под прикрытием частного покрывала, скоро исчезающего. Сюда относится еще большой род Collybia, с представителем C. velutipes на стволах лиственных деревьев.

Tricholomeae характеризуются присутствием паутинистого покрывала (Cortinarius и др.) или более плотного, оставляющего после разрыва верхнее кольцо (Armillaria). Пластинки гименофора не низбегающие, но приросшие к ножке. Важнейшим представителем является опенок (Armillaria mellea). Паразит и сапрофит на хвойных и лиственных деревьях, вызывающий разрушение их древесины. Его съедобные плодовые тела обычно развиваются группами на пнях осенью.

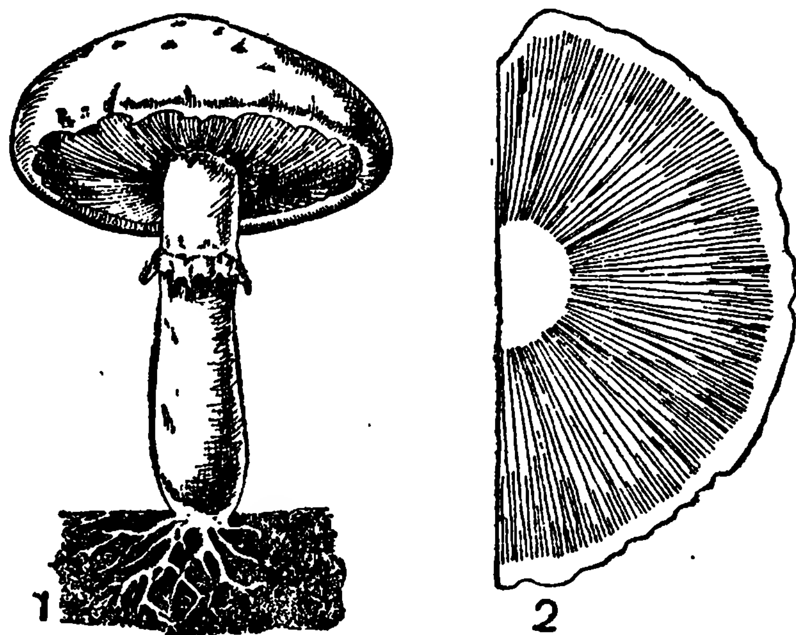


Рис. 260. Шампиньон (Psalliota campestris): справа — часть шляпки снизу—видны пластинки гименофора.

Amaniteae представляют более высокую ступень диференцировки. Шляпка и ножка плодового тела отличаются по анатомическому строению и легко отделяются друг от друга (пластинки, не приросшие к ножке). Гименофор залагается под покрывалом, которое после разрыва оставляет чаще всего кольцо на ножке. У некоторых существуют общее покрывало, оставляющее volva у основания ножки (рис. 259).

Hypholoma — без кольца, но с остатками покрывала по краю шляпки (H. fasciculare — ядовита). Lepiota с кольцом на ножке, но без volva (L. procera — гриб-зонтик — съедобен). Amanita — с кольцом и volva (есть съедобные и ядовитые виды; см. стр. 149 и 152). Psalliota с кольцом и без volva, споры темно окрашенные (P. campestris — шампиньон) (рис. 260). Старый линнеевский род Agaricus сходен с Psalliota, но споры бесцветны. В настоящее время его подразделяют на несколько родов.

В указанные грибы не укладываются все Agariceae и очень многие остаются без более точного положения с точки зрения естественной систематики.

Практическое значение сем. Agaricaceae определяется в противоположность Polyporaceae главным образом наличием здесь большого количества съедобных и ядовитых видов и в гораздо меньшей степени их ролью как разрушителей древесины, хотя некоторые имеют немаловажное значение и в этом отношении (виды Lentinus, Paxillus, Armillaria mellea и некоторые другие).

Филогенез и естественная систематика гименомицетов.

Вопросы филогенеза и естественной систематики гименомицетов принадлежат к числу наиболее темных мест в микологии. В современном руководстве Геймана гименомицеты делятся на три основные группы (порядка): Cantharellales, Polyporales и Agaricales; первая — стихобазидиальная, а вторая и третья — хиастобазидиальные. Cantharellales сближаются с Dacryomycetales и рассматриваются как примитивная группа, дающая начало двум другим, более высоко стоящим, причем из них Polyporales, характеризующиеся своей гимнокарпностью, стоят ниже, чем гемиангиокарпные Agaricales. Таким образом, основанием этого деления является история развития, с одной стороны, базидии, а с другой — гимения. Признавая большое значение этих принципов, необходимо однако отметить, что мы имеем еще слишком недостаточно фактического материала в этой области, чтобы обобщать его для построения широких группировок. Между тем указанные группы Геймана объединяются только на основании этих признаков, установленных притом для ничтожного меньшинства их представителей и экстраполируемых затем на все остальные. При этом объединяются в одно формы, весьма разнородные по остальным признакам, и, наоборот, разъединяются формы, по внешности весьма сходные (например в сем. Hydnaceae; см. стр. 326).

Ввиду этого кажется более целесообразным взять в основу деления строение плодового тела и расположение на нем гимения, как это было предложено еще Фризом. Таким образом создаются приводимые у нас 5 семейств: Thelephoraceae, Clavariaceae, Hydnaceae, Polyporaceae и Agaricaceae, которые нужно рассматривать как эволюционирующие параллельно друг другу. Здесь имеются следующие ступени эволюции: 1) на низшей ступени стоят ресупинатные формы, затем приподнимающиеся и, наконец, вертикально стоящие; 2) параллельно с этим у низших форм гимений совершенно открытый, а у высших вырабатывается гемиангиокарпность [1].

Некоторые из приведенных семейств, как Thelephoraceae, начинаясь с низшей ступени эволюции ресупинатных гимнокарпных форм, редко достигают высших ступеней: прямостоящего плодового тела в виде шляпки с центральной ножкой. Также на низкой ступени начинаются Hydnaceae и Polyporaceae, но достигают более высоких ступеней, особенно в роде Boletus из Polyporaceae. Семейство Agaricaceae должно рассматриваться как высшее среди остальных. Здесь почти совсем нет ресупинатных представителей, и огромное большинство имеет шляпные плодовые тела с центральной ножкой. Также здесь достигает наибольшего развития и гемиангиокарпность (отмечающаяся также у Boletus). С этой точки зрения Agaricaceae, может быть, связываются отчасти с Gasteromycetales, у которых мы находим следующую ступень эволюции — выработку ангиокарпности.

---

[1] Не совсем ясно, насколько принцип стихобазидиальности и хиастобазидиальности может быть использован для характеристики примитивности или высоты эволюции. Основной аргумент за примитивность стихобазидиальности заключается в том, что в такого рода базидиях наблюдается нередко третье деление копуляционного ядра, что более сближает их с сумками, где третье деление является правилом. Однако третье деление в стихобазидиях констатировано только в некоторых случаях, а, с другой стороны, оно отмечается кое-где и у хиастобазидиальных форм, например у Mycena galericulata из Agaricaceae (Maire, 1902). То же должно быть у многих гастеромицетов, в том числе высших среди них, как Phallaceae, где нередко наблюдаются 6—8-споровые базидии.

Представляя в основном пять семейств гименомицетов как самостоятельные и параллельно эволюционировавшие ряды, нельзя вместе с тем отрицать того, что границы между ними устанавливаются не всегда с достаточной ясностью. Так, особенно имеются переходы между Hydnaceae и Polyporaceae, а также между Polyporaceae и Agaricaceae. Возможно поэтому, что круг форм, объединяемый сейчас в то или иное семейство, имеет на самом деле не вполне однородное происхождение.

Что касается, наконец, происхождения гименомицетов в целом, то этот вопрос связывается с вопросом о происхождении всех базидиомицетов и будет обсужден ниже (см. стр. 392).

ЛИТЕРАТУРА К HYMENOMYCETALES

Ames, 1913. Consideration of structure in the Polyporaceae. Ann. mycolog., v. 11.
Bourdot et Galzin, 1927. Hyménomycètes de France, Paris.
Brefeld, 1889. Untersuch. aus dem Gesammtgebiet der Mycologie, Bd. 3.
Buller, R., 1904—1931. Researches on Fungi, vol. I—IV.
Hertner, 1910. Autobasidiomyceten. Krypt. Flora Mark Brandenburg, Bd. 6.
Juel, 1916. Cytologische Pilzstudien. Nova acta Soc. Scient. Upsalensis, v. 4.
Killermann S., 1928. Hymenomycetinae. Engler, Natürl. Pflanzenfam. B. 6.
Levine M., 1922. The origin and development of the lamellae in Agaricus campestris. Amer. Journ. Bot., v. 9.
Maire R., 1902. Recherches cytologiques sur les Basidiomycètes. Thèse.
Müller, 1924. Untersuch. ü. Entwicklungsgeschichte und Biologie von Hypochnus solani. Arb. biol. Reichsanst.
Patouillard, 1900. Essai taxonomique sur les familles et les genres des Hyménomycètes. Thèse, Paris.
Rea Ch., 1922. British Basidiomycetae.
Singer. 1926. Das System der Agaricales. Ann. mycol., v. 34.

4. ПОРЯДОК GASTEROMYCETALES

Гастеромицеты характеризуются совершенно замкнутыми плодовыми телами (ангиокарпные). В отличие от некоторых гемиангиокарпных гименомицетов, где спороносный гимений также залагается не свободно, а под прикрытием покрывала, но обнажается ко времени спороотделения, у гастеромицетов базидии не только залагаются внутри плодового тела, но там же и отделяют свои споры, освобождающиеся лишь позднее вследствие разрыва или общего разрушения его оболочек.

К этому порядку относится около 1000 видов почти исключительно почвенных сапрофитов; лишь немногие встречаются на гнилой древесине. Практическое значение их невелико. Не многие съедобны, как Melanogaster или Lycoperdon в молодости. Для некоторых видов указано микоризообразование с древесными корнями (например для Scleroderma). Вероятно, то же имеет место и у многих других видов.

Мицелий у гастеромицетов образует обыкновенно довольно мощные мицелиальные тяжи, и на них часто подземно залагаются плодовые тела. У многих видов они остаются в таком состоянии до конца, а у других при дальнейшем развитии более или менее выдвигаются на поверхность почвы. Первые называются подземными (hypogei), а вторые наземными (epigei) с переходами между ними.

Плодовое тело гастеромицетов большей частью округлой формы и состоит из наружного покрова, называемого перидием, и внутренней ткани, называемой глебой. Перидий, часто темноокрашенный снаружи, представляет более или менее толстую плотную обвертку из бесплодных гиф. У одних представителей она бывает однородной, а у других диференцирована на несколько анатомически различимых слоев.

Глеба в молодости представляет бесцветную рыхлую ткань, в которой затем образуются различной формы полости, называемые камерами. В них из окружающей ткани вдаются базидии и развивают базидиоспоры, большей частью темно окрашенные, вследствие чего глеба при созревании изменяет свой первоначальный белый цвет. Прослойки ткани между камерами называются

трамами. У некоторых видов они при созревании резорбируются до незначительных остатков волокнистых гиф, называемых капиллицием. У других видов трамы сохраняются и разрушаются только при общем разрушении плодового тела. В этом случае внутреннее содержимое зрелого плодового тела под перидием остается плотным, мясистым, имеющим иногда мраморный рисунок от чередующихся камер, темно окрашенных от присутствия базидиоспор и более светлых трам между ними.

Базидии у всех изученных в этом отношении гастеромицетов развиваются по хиастобазидиальному типу. Обычно они несут по четыре споры, но встречаются и с большим числом спор (например 6—8 у некоторых Phallaceae или Sphaerobolus).

От типичных базидий гименомицетов они отличаются менее определенной, часто расширенной формой и расположением базидиоспор. Последние иногда почти сидячие, а в других случаях на очень длинных и не всегда одинаковой длины стеригмах (рис. 261, *1*, *2*, *3*). Далее, иногда споры ориентированы не вверх, а в бок и даже в некоторых случаях прикреплены на разной высоте к базидии (Tulostoma, рис. 261, *4*) [1].

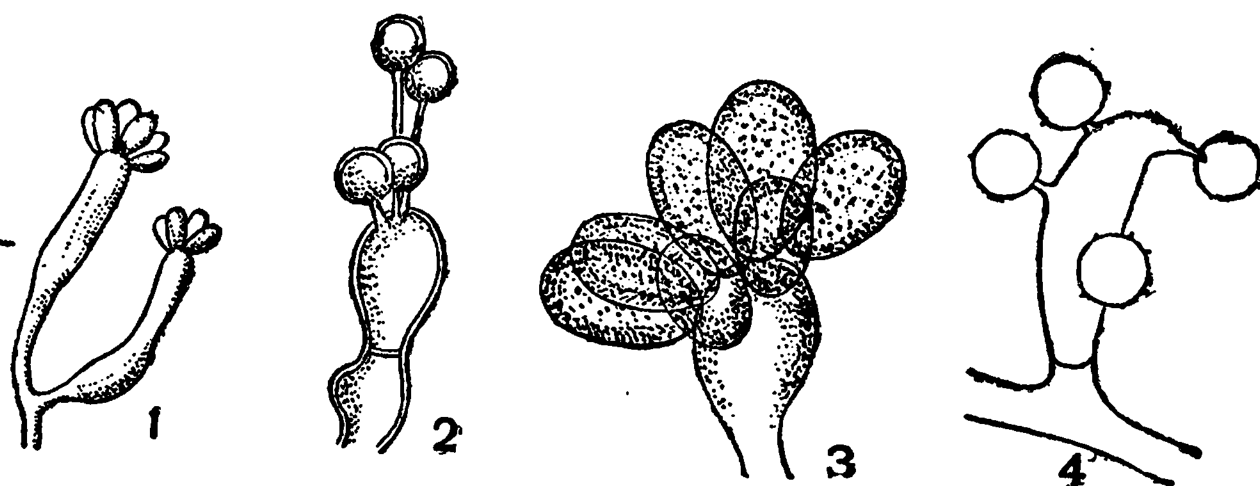


Рис. 261. Базидии гастеромицетов: *1* — Phallus: *2* — Lycoperdon; *3* — Sphaerobolus; *4* — Tulostoma.

Базидиоспоры первоначально одноядерны, но затем во многих изученных случаях (Lycoperdon, Nidularia, Geaster) делаются двуядерными, еще сидя на базидии (рис. 262). Возможно, что при прорастании такие двуядерные базидиоспоры сразу развивают диплоидный дикариофитный мицелий, аналогично тому, что имеется, например, у Hypochnus terrestris (см. стр. 313). В других случаях установлено, что базидиоспоры прорастают, развивая гаплоидные гетероталличные мицелии, повидимому, с тетраполярным разделением полов (Sphaerobolus—Lorenz, 1933/34; Crucibulum и Nidularia — Fries, 1936).

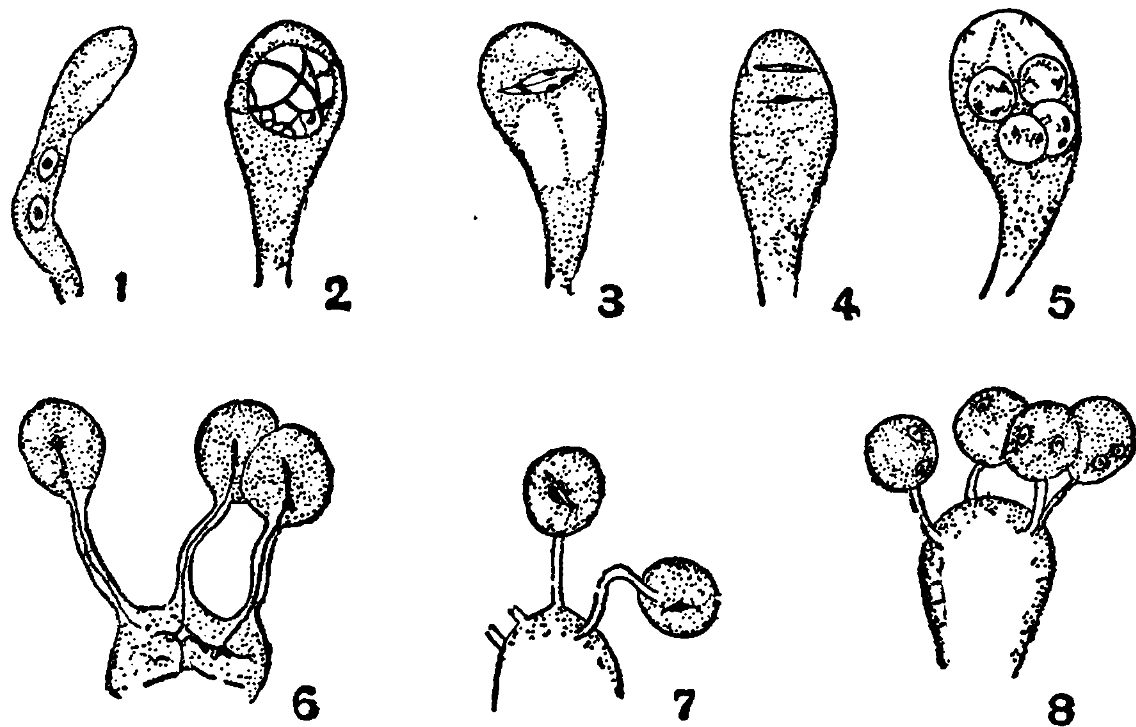


Рис. 262. Развитие базидии у Nidularia, базидиоспоры — вторично двуядерные (рис. 7 и 8).

Замечается различие в расположении базидий в глебе. В одних случаях они ориентированы в камере более или менее беспорядочно, и самые камеры большей частью изодиаметрические, в других — камеры щелевидно вытянуты и выстланы изнутри базидиями, слагающимися в довольно правильный гимениальный слой.

По старому предложению E. Fischer'a, это различие клалось в основу разделения ангиокарпных базидиомицетов на два самостоятельных порядка: собственно Gasteromycetales (с гимениальным расположением базидий) и Plectobasidiales (с беспорядочным расположением базидий); первым аналогичны среди сумчатых грибов — Tuberales, а вторым — Plectascales. Gasteromycetales и

[1] Эти отличия базидий гимено- и гастеромицетов параллельны таким же отличиям сумок, например, дискомицетов, с одной стороны, и Plectascales или Tuberales — с другой. Они стоят в связи с характером рассеивания спор; в замкнутых плодовых телах Plectascales, Tuberales и Gasteromycetales активное отбрасывание их не имеет места в противоположность дискомицетам или гименомицетам.

Plectobasidiales, по этому мнению, представляют два параллельно развившиеся, но самостоятельные ряда, а значительные черты сходства между представителями того и другого должны рассматриваться как явления конвергенции. Однако более подробное изучение развития камер и расположения базидий обнаруживает ряд переходов между двумя типами Фишера, и поэтому представляется возможность объединить все ангиокарпные базидиомицеты, в общем сходные по строению и образу жизни, в один порядок Gasteromycetales. В свою очередь он разделяется на ряд семейств, во многих из которых замечается параллельная эволюция, выражающаяся, во-первых, в том, что подземные плодовые тела у низших представителей делаются наземными у высших, а, во-вторых, в том, что у некоторых из последних развивается ножка в основании плодового тела.

Gasteromycetales могут быть разделены на следующие семейства:

1. Сем. Sclerodermataceae. Плодовые тела наземные и подземные. Глеба плотная, сохраняющаяся. Базидии в изодиаметрических камерах, часто беспорядочно расположенные. Перидий плохо диференцирован.

2. Сем. Lycoperdaceae. Плодовые тела наземные. Глеба при созревании разрушается, оставляя капиллиций. Базидии в округлых или щелевидных камерах, расположенные не совсем правильным гимением. Перидий двух-многослойный.

3. Сем. Tulostomataceae. Плодовые тела наземные на ножках. Глеба при созревании разрушается, оставляя капиллиций.

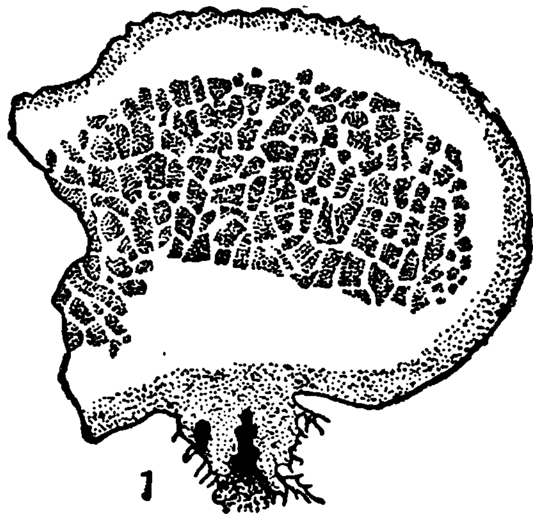
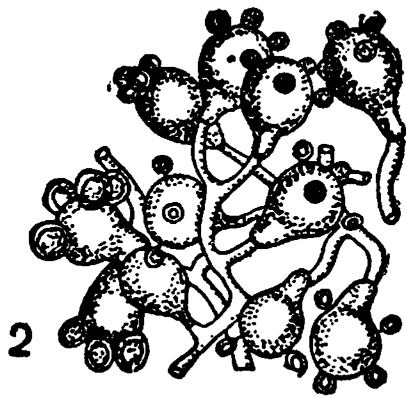



Рис. 263. Scleroderma vulgare: *1* — разрез молодого плодового тела; *2* — строение базидий и их расположение в камере.

4. Сем. Sphaerobolaceae. Глеба ослизняющаяся и отбрасываемая с силой при открывании перидия.

5. Сем. Nidulariaceae. Глеба распадается на отдельные склероциевидные тела (перидиоли), содержащие каждое щелевидную камеру с базидиями.

6. Сем. Hymenogastraceae. Плодовые тела подземные. Глеба сохраняется. Камеры щелевидные, выстланные правильным гимением; развитие их происходит центропетально.

7. Сем. Hysterangiaceae. По внешности сходны с предыдущим семейством, но трамы между камерами развиваются центрофугально, как выросты на наружной поверхности глебы.

8. Сем. Phallaceae. Плодовые тела наземные. При созревании их перидий (вольва) разрывается и находящееся внутри пещеристое тело (receptaculum) выдвигается наружу и выносит плодущую ослизняющуюся глебу [1].

1. Сем. Sclerodermataceae. Плодовые тела у представителей этого семейства клубневидные, мясистые, подземные (Melanogaster) или наземные (Scleroderma). Снаружи они одеты большей частью простым перидием. Глеба разбита на ряд более или менее изодиаметрических мелких камер, черного цвета от содержащихся черных базидиоспор (рис. 263, *1*). Трамы довольно узкие, бесцветные. Развитие камер, прослеженное у Scleroderma, происходит таким образом, что в глебе диференцируются более плотные клубки богатых содержимым гиф. Эти клубки разрыхляются в центре, причем часть гиф ослизняется, а другие врастают от периферии к центру и развиваются в грушевидные базидии, выполняющие всю полость камеры (рис. 263, *2*). В роде Melanogaster — такие же

---

[1] По старой системе Э. Фишера сем. 1, 3, 4 относятся к Plectobasidiales, а 2, 5, 6, 7 — к Gasteromycetales, что же касается 8-го, то оно выделяется в особый порядок Phalloideae. В нашем изложении мы присоединяем к сем. Sclerodermataceae еще такие формы, как Melanogaster, также с плохо диференцированным перидием и остающейся глебой. По Фишеру они, как имеющие более правильное расположение базидий, причисляются к Gasteromycetales.

камеры, но с более регулярным расположением базидий, отчасти напоминающим гимений.

Представителями Sclerodermataceae могут служить: Scleroderma verrucosum — обычный у нас гриб с плотным наземным плодовым телом, ядовит; Melanogaster variegatus с подземными плодовыми телами; они весьма напоминают трюфели.

2. Сем. Lycoperdaceae. Более обширное семейство с обычно наземными плодовыми телами. Перидий здесь более диференцирован, двух- или многослойный. В глебе преимущественно схизогенным способом залагаются камеры, которые здесь часто вытягиваются затем щелевидно. Характерной особенностью Lycoperdaceae является разрушение при созревании трам между камерами за исключением некоторых утолщенных гиф, образующих капиллиций. Поэтому в более зрелом состоянии содержимое плодового тела представлено рыхлой бурой массой, образованной нитями капиллиция и массой спор между ними. При окончательном созревании перидий так или иначе разрывается, и споры начинают высыпаться, чему способствуют гигроскопические изгибания капиллиция.

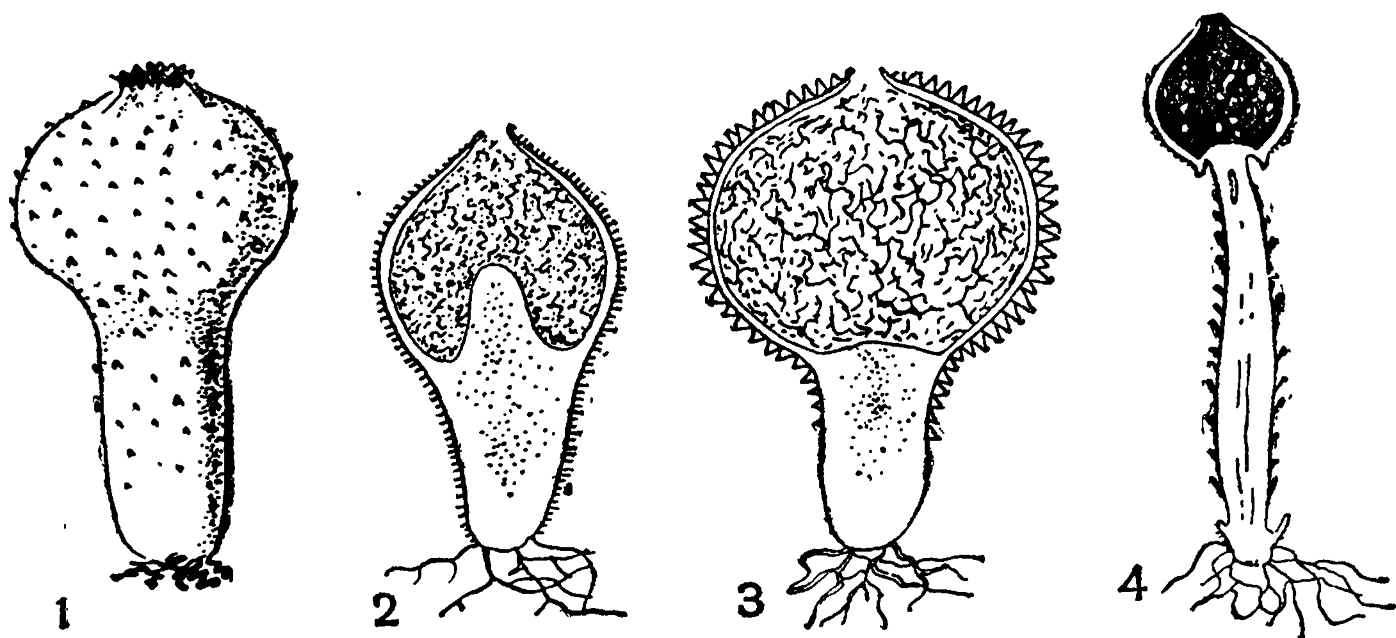


Рис. 264. *1* — Lycoperdon gemmatum; *2* — Lycoperdon piriforme (в разрезе); *3* — Lycoperdon echinatum (в разрезе); *4* — Tulostoma mammosum.

Из большого количества относящихся сюда родов можно специально отметить: Bovista и Lycoperdon, весьма близкие друг к другу, но отличающиеся тем, что у первого вся глеба плодущая, а у второго нижняя часть ее остается стерильной, образуя как бы зачаточную ножку (рис. 264).

Из рода Bovista у нас нередки B. plumbea и B. nigrescens, из рода Lycoperdon — L. gemmatum и L. hiemale, —обычнейшие у нас «дождевики» по выгонам. Сюда же относится Lycoperdon giganteum, изредка встречающийся у нас в средней полосе (вблизи Москвы около ст. Влахернской, Савеловской ж. д.). Он выделяется крупными размерами плодовых тел (с большой арбуз) и продукцией спор (до 7,5 триллионов в одном плодовом теле). Этот гриб считался раньше наиболее плодовитым из известных организмов. Если бы каждая спора его проросла и на мицелии развилось только по одному плодовому телу, а споры их в свою очередь проросли бы таким же образом, то общий объем полученных во втором поколении плодовых тел (число их равнялось бы $75 . 10^{22}$) превосходил бы объем земного шара в 800 раз! Однако, в Северной Америке был обнаружен другой представитель этого же семейства, Calvatia maxima, значительно более крупный. Крупный экземпляр его, имеющий форму лепешки, достигал 1,6 *м* в длину, 1,35 *м* в ширину и 24 *см.* в высоту. В нем содержалось около 160 триллионов спор.

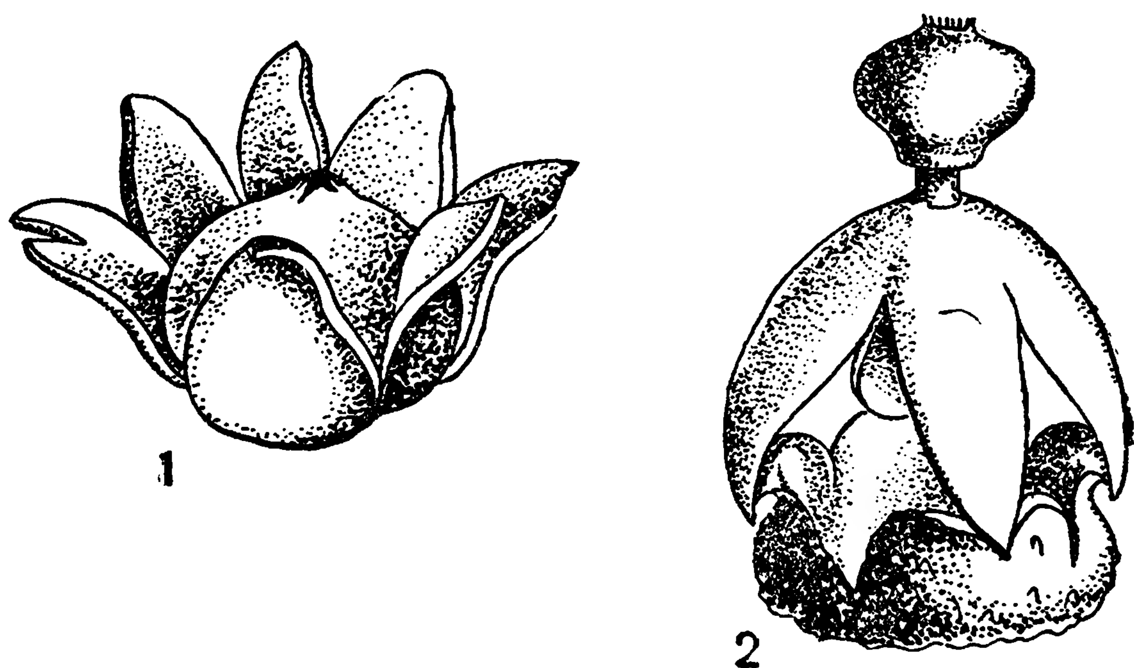


Рис. 265. *1* — Astraeus stellatus; *2* — Geaster marchicus.

К тому же семейству Lycoperdaceae относятся Astraeus и Geaster.

Astraeus с единственным известным видом A. stellatus характеризуется тем, что при созревании наружный слой перидия (экзоперидий) звездчато разрывается от вершины к основанию, и лопасти отгибаются вниз. Внутренний слой перидия получает на вершине отверстие, через которое выпадают споры (рис. 265, *1*). Интересной биологической особенностью этого вида являются гигроскопические движения лопастей наружного перидия, которые отгибаются вниз во влажную погоду и загибаются кверху в сухую (другое название его — Geaster hygrometricus).

Такое раскрывание перидия и гигроскопические изгибания его наблюдаются и у представителей рода Geaster. У некоторых из них, как у Geaster marchicus, нередкого у нас на Украине и Сев. Кавказе, экзоперидий не только разрывается звездообразно большею частью на четыре лопасти, но и расслаивается на два слоя, из которых внутренний выворачивается наизнанку, оставаясь соединенным на концах лопастей с наружным слоем (рис. 265, *2*). Благодаря этому глеба поднимается кверху, а окружающий ее тонкий эндоперидий получает на вершине отверстие, и споры через него высыпаются [1].

3. **Сем. Tulostomataceae.** Это небольшое семейство характеризуется по внешности особенно тем, что ножка плодового тела, намечающаяся отчасти и у некоторых Lycoperdaceae, достигает здесь значительного развития (рис. 264, *4*). Плодовые тела залагаются подземно и одеты двойным перидием. При наступающем затем разрастании ножки экзоперидий разрывается, и глеба, одетая эндоперидием, поднимается над землей.

История развития плодовых тел, изученная отчасти у Tulostoma mammosum, показывает, что базидии в глебе располагаются довольно беспорядочно гнездами, как у Scleroderma. Они развиваются по хиастобазидиальному типу, но споры на базидиях располагаются сбоку на разной высоте (рис. 261, *4*). При созревании стерильная часть глебы разрушается, как у Lycoperdaceae, и остается только капиллиций в виде вытянутых клеток со спиральными утолщениями на боковых стенках.

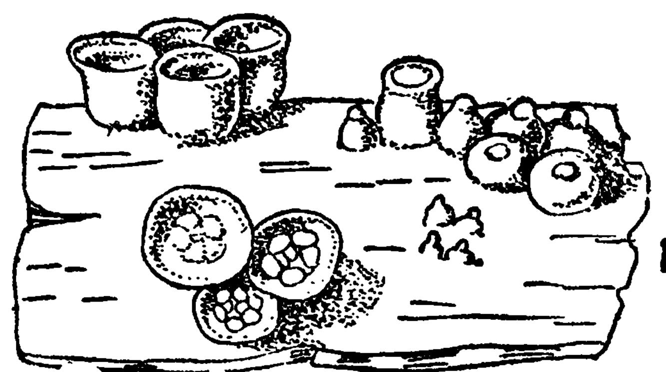
Представителями Tulostomataceae могут служить Tulostoma mammosum, встречающаяся изредка у нас на песчаной почве, и виды рода Battarea, распространенные в пустынных и полупустынных областях. У B. Stevenii из Казахстана твердая чешуйчатая ножка достигает 30 *см* длины. Поднятая на ней глеба раскрывается диаметральной трещиной. Верхняя половина оболочки сбрасывается, а нижняя полушаровидно заворачивается вниз. Благодаря этому в конце концов гриб приобретает замечательное внешнее сходство с каким-нибудь шляпным грибом из гименомицетов. (Однако спороносная ткань здесь не с нижней, а с верхней стороны этой «шляпки»).

4. **Сем. Sphaerobolaceae.** Это семейство представлено одним только родом Sphaerobolus с немногими видами, встречающимися на гнилой древесине. Его мелкие (1—2 *мм* в диаметре) шаровидные плодовые тела представляют в своем строении дальнейшее развитие того, что мы видели выше у Geaster. Экзоперидий здесь также разрывается звездообразно от вершины к основанию и затем происходит быстрое выворачивание наизнанку его внутреннего слоя, вследствие чего глеба, не прикрепленная здесь к нему и одетая эндоперидием, получает сильный толчок, отбрасывающий ее на несколько метров (см. рис. 66). Самая глеба здесь слизистой консистенции с неправильно, гнездами, разбросанными базидиями, несущими по 5—8 базидиоспор.

5. **Сем. Nidulariaceae.** Представители этого небольшого семейства, как и Sphaerobolus, встречаются преимущественно на гнилой древесине. Характерной особенностью является здесь то, что камеры, залагающиеся в глебе в небольшом числе, обособляются вместе с окружающими их оболочками в склероциевидные плотные тела, называемые перидиолями. Внутренняя щелевидная полость их выстлана слоем базидий. При созревании общий перидий плодового

[1] Описанное раскрывание и выворачивание экзоперидия обусловливается разбуханием самых внутренних клеток его, имеющих паренхимный характер и богатых углеводами. Тургорное растяжение их создает напряжение между ними и лежащим кнаружи от них прочным волокнистым слоем, что и разрешается выворачиванием.

тела раскрывается на вершине и перидиоли обнажаются в виде маленьких белых яичек, лежащих как бы в гнезде (отсюда название Nidularia—гнездовка). В роде Nidularia перидиоли лежат в перидии свободно, а в родах Crucibulum и Cyathus они прикреплены к стенке плодового тела каждая особым жгутом гиф, достигающим в расправленном состоянии нескольких сантиметров длины и называемым funiculus (пуповина, рис. 266). В конце концов перидиоли выпадают из перидия. Содержащиеся в них базидиоспоры освобождаются благодаря сгниванию перидиолей.



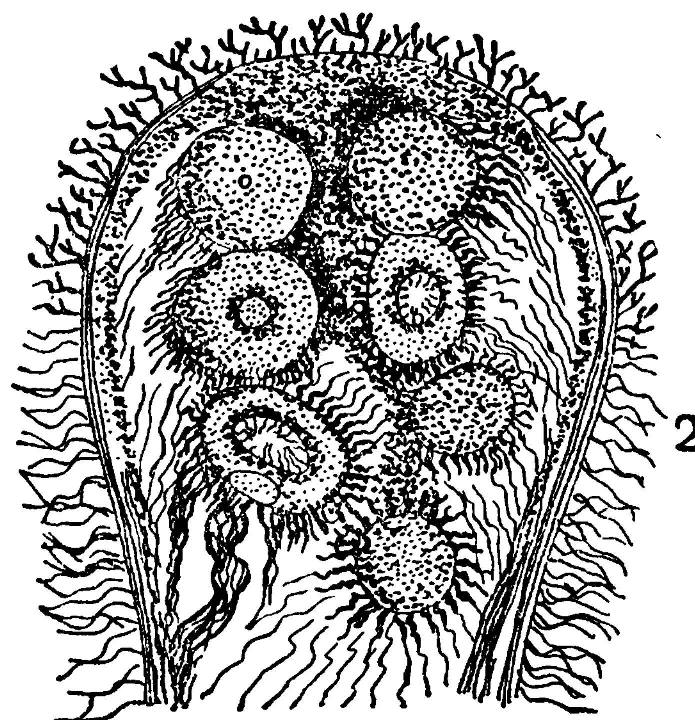


Рис. 266. Crucibulum vulgare: *1* — внешний вид плодовых тел; *2* — молодое плодовое тело в разрезе.

6. **Сем. Hymenogastraceae.** Плодовые тела подземные, трюфелеобразные, с сохраняющейся мякотью (глебой), пронизанной щелевидными анастомозирующими камерами, выстланными довольно правильным гимением. Капиллиция не образуется. Развитие происходит таким образом, что от верхней части перидия внутрь в недиференцированную глебу врастают пластинчатые трамы, ветвящиеся и анастомозирующие друг с другом. Щели между ними и представляют камеры, развивающиеся здесь таким образом центропетально. Благодаря указанному развитию, перидий, связанный с трамами, не отделяется от глебы Hymenogaster, Octaviana, Hydnangium.

7. **Сем. Hysterangiaceae.** По внешнему виду и строению готовых плодовых тел Hysterangiaceae сходны с предыдущим семейством, но существенно отличаются тем, что трамы залагаются здесь на глебе в качестве выростов ее поверхности. Разрастаясь и анастомозируя, они образуют между собой щелевидные камеры, открытые наружу в сторону перидия (рис. 267). Последний при этом в одних случаях (Hysterangium) сохраняется, но легко может быть отделен от глебы, а в других случаях (Gautieria) совершенно исчезает, так что щели камер свободно открываются наружу (рис. 268). Центральная часть глебы, из которой началось развитие трам, остается стерильной и пронизывает плодовое тело в виде системы неправильно ветвящихся тяжей, выступающих более светлым цветом на темном фоне плодущей глебы.

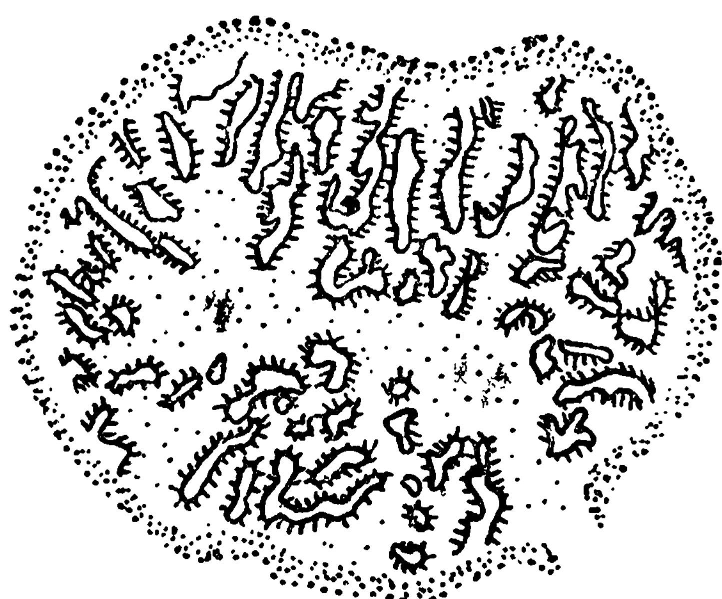


Рис. 267. Hysterangium clathroides, разрез через молодое плодовое тело.

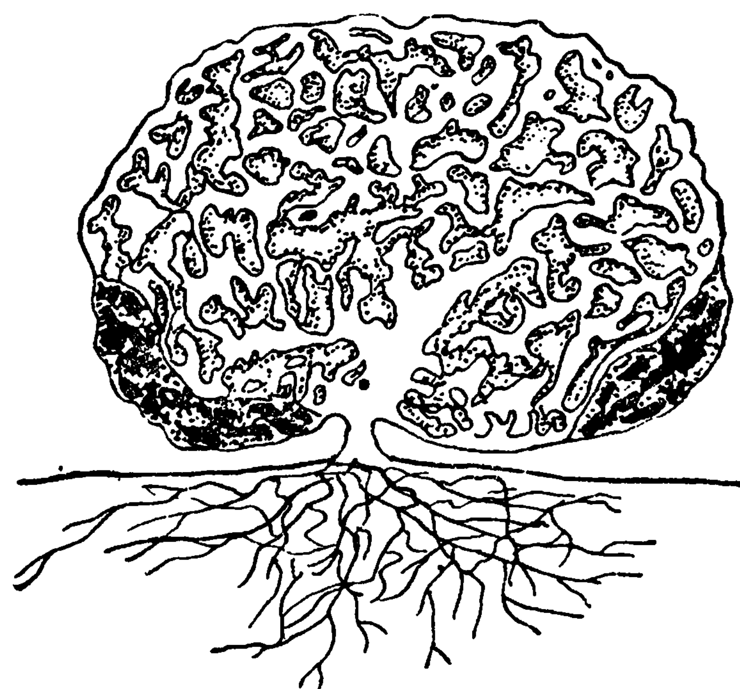


Рис. 268. Плодовое тело Gautieria в разрезе.

8. **Сем. Phallaceae.** Это семейство связывается с предыдущим по развитию трам в качестве выростов на свободной поверхности глебы, но достигает значительно более высоких ступеней эволюции, представляя в своих высших представителях наиболее сложное строение плодовых тел среди гастеромицетов и всех грибов вообще. Плодовые тела, залагающиеся здесь, как и у большинства

других гастеромицетов, подземно на мицелиальных тяжах, при дальнейшем развитии выдвигаются на поверхность почвы в виде крупных яйцевидных тел, одетых белой плотной оболочкой, называемой вольвой. При созревании эта последняя разрывается, стерильная часть глебы, называемая receptaculum, сильно вытягивается и выносит кверху плодущую часть с базидиями, быстро ослизняющуюся.

Семейство Phallaceae может быть разделено на два подсемейства (по другим — два самостоятельных семейства): Clathreae и Phalleae.

Подсемейство Clathreae имеет почти исключительно тропическое распространение и только Clathrus cancellatus встречается в Европе преимущественно в средиземноморской области (но найден также в окрестностях Москвы, в Клинском районе). Развитие его плодового тела происходит следующим образом. В центре молодого зачатка диференцируется так называемый осевой тяж слизистой ткани. От вершины его отходит несколько ветвей, расширяющихся на концах почти до соприкосновения и отделяемых друг от друга только узкими прослойками наружной промежуточной ткани, лежащей между слабо развитым перидием и центральным тяжем. Эти расширенные концы еще более ослизняются и образуют внутренний наиболее толстый слой той общей вольвы, которая одевает все плодовое тело (рис. 269, *1*). Тем временем в углах между основаниями вышеупомянутых ветвей центрального тяжа от его ткани к периферии (как у Hysterangiaceae) начинают развиваться трамы, образующие затем лабиринтообразное сплетение с щелевидными полостями, выстланными гимением с базидиями, несущими по восемь спор. Кнаружи от этой плодущей части, также между ветвями центрального тяжа, из гиф промежуточной ткани диференцируются тяжи receptaculum (рис. 269, *2*). В готовом состоянии они имеют характер пещеристых тел и образованы лакунами окончательно ослизненной ткани с прослойками гифенного сплетения в качестве их стенок. Дальнейшее развитие заключается в том, что все внутренние части плодового тела ослизняются за исключением receptaculum и прилегающих к его тяжам изнутри участков плодущей части глебы. От развиваемого изнутри давления вольва разрывается, и сжатый в ней receptaculum расправляет свои лакуны и быстро вытягивается в виде замкнутого сетчатого образования красного или оранжевого цвета (рис. 269, *3*). С внутренней стороны его прикреплена плодущая глеба, быстро расплывающаяся в слизистую массу. Относящийся к тому же подсемейству чисто тропический род Aseroë имеет еще более сложное строение плодового тела. Его яркокрасный receptaculum, выдвигающийся при созревании из вольвы, состоит из пещеристой ножки и нитевидных отростков от ее верхнего края. На вершине ножки между указанными отростками помещена плодущая часть глебы, также расплывающаяся в слизь.

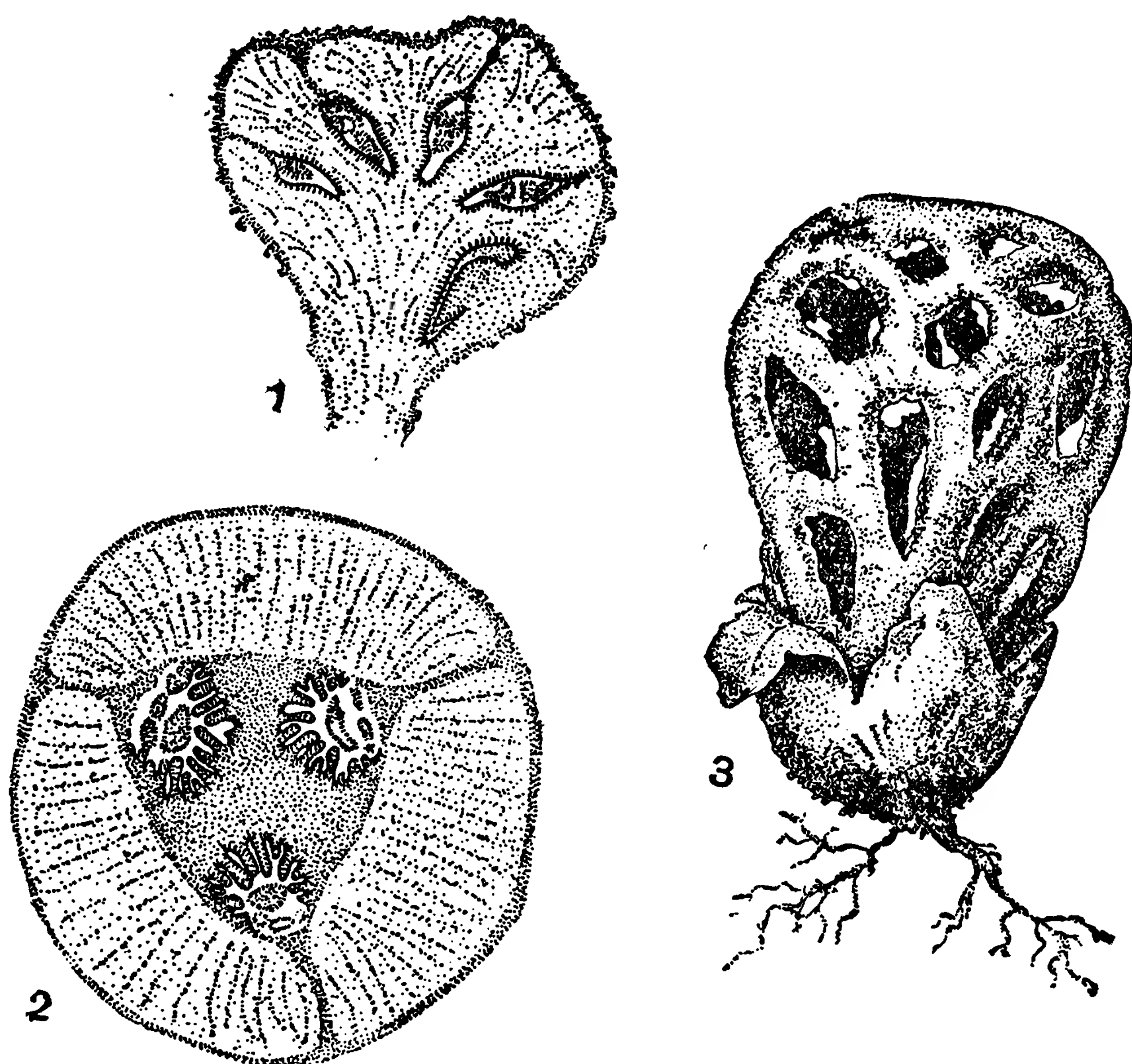


Рис. 269. Clathrus cancellatus: *1* — разрез через молодой зачаток плодового тела; *2* — более взрослая стадия; *3* — зрелое открытое плодовое тело.

Подсемейство Phalleae отличается от предыдущего главным образом тем, что плодущая часть глебы расположена не с внутренней стороны receptaculum, а с наружной, одевая обыкновенно его вершину в виде колокола.

Представители Phalleae также преимущественно распространены под тропиками. У нас встречаются главным образом два вида: Phallus (Ithyphallus) impudicus в лесах и кустарниках, преимущественно на суглинке, и Ph. imperialis — на дюнных песках. Не вполне зрелое плодовое тело Phallus имеет вид крупного белого яйца, отчасти погруженного в почву, с отходящими от его основания толстыми мицелиальными тяжами. Снаружи оно окружено толстой вольвой с значительно ослизненным внутренним слоем ее. Во внутренней части диференцируется receptaculum в виде цилиндрического полого тела со стенками пещеристого строения, занимающего осевое положение в яйце. Кругом его верхней части в виде колокола диференцируется плодущая глеба. Она не прилегает непосредственно к receptaculum, а отделена рыхлой прослойкой промежуточного сплетения гиф. На плодущей глебе с ее внутренней стороны появляются складки, врастающие в промежуточную прослойку и развивающиеся в трамы с лабиринтообразными щелевидными камерами между ними. На их внутренней поверхности развивается гимений из базидий с неодинаковым числом базидиоспор (4—8). При созревании вольва разрывается, и receptaculum



Рис. 270. Phallus impudicus.

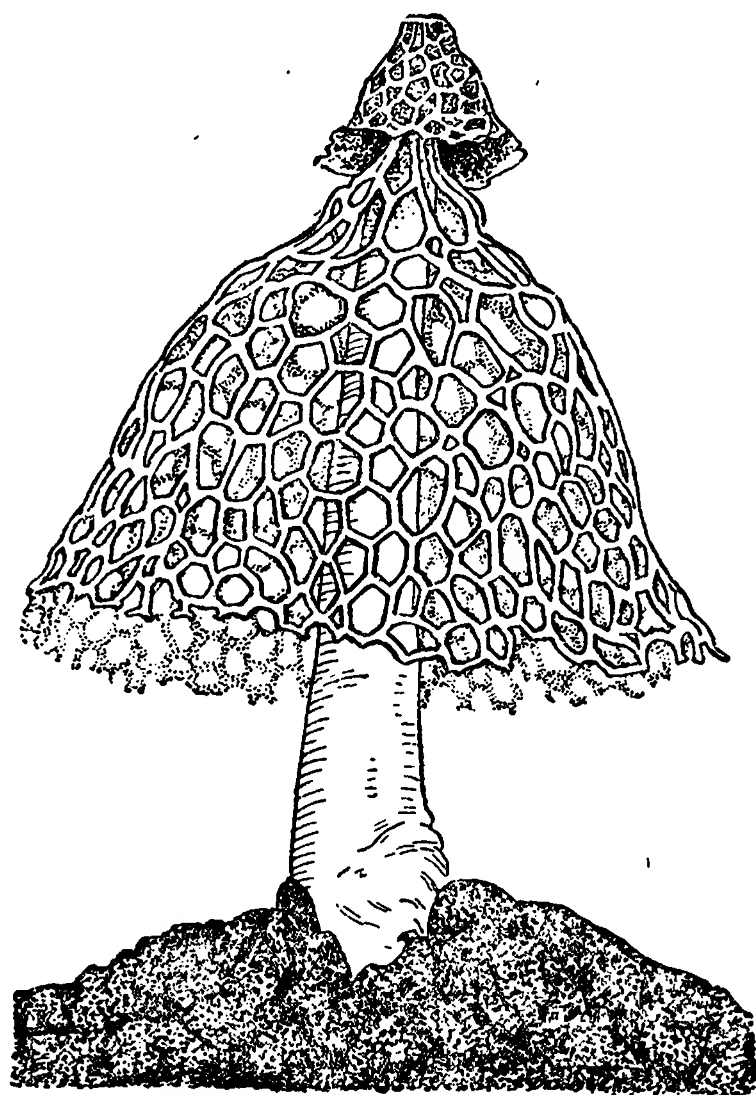


Рис. 271. Dictyophora phalloides.

быстро вытягивается в цилиндрическое тело около 20 см длины, поднимая на вершине зеленоватый колпачек — глебу, вскоре ослизняющуюся (рис. 270) [1].

У близкого к Phallus тропического рода, Dictyophora, при том же в общем строении, наблюдается еще образование особого так называемого индузия в виде опрокинутой сетчатой воронки, прикрепленной к receptaculum в верхней его части под глебой и спускающейся вниз до 2/3 его длины (рис. 271).

Плодовые тела Phallaceae вообще очень изящны по форме и к тому же ярко окрашены, так что получили название грибов-цветов (Pilzblumen). При этом они обладают резким запахом, неприятным для человека, напоминающим запах падали. Этот запах и яркая окраска привлекают насекомых, которые, ползая по ослизняющейся глебе, захватывают на лапках базидиоспоры и являются главнейшим агентом их распространения.

---

[1] Интересна скорость этого вытягивания. Она определяется около 5 *мм* в минуту. Это вообще наибольшая скорость роста, какая известна у растений. Нужно впрочем иметь в виду, что в этом случае мы имеем не рост собственно, а лишь вытягивание, обусловленное тем, что лакуны, сдавленные в яйце, расправляются после разрыва вольвы.

Филогенез гастеромицетов

Согласно прежним воззрениям Э. Фишера, гастеромицеты представляют два самостоятельных в своем происхождении и эволюции ряда: Plectobasidiales, характеризующиеся беспорядочным расположением базидий в глебе, и собственно Gasteromycetales, характеризующиеся образованием гимения, выстилающего камеры глебы. Однако в виду того, что между этими двумя типами расположения базидий имеются переходы, представляется возможным, как было указано выше, объединить все базидиальные грибы с замкнутыми плодовыми телами в один порядок Gasteromycetales, хотя и допустимо, что разные представители его имеют неодинаковое происхождение. В общем здесь намечается, с одной стороны, филогенетическая связь с высшими гименомицетами, особенно Agaricaceae и Boletus. Как связывающие звенья, здесь могут рассматриваться Podaxaceae и особенно Secotium, причисляемые то к гастеромицетам, то к гименомицетам. С другой стороны, возможно, что значительная часть гастеромицетов берет свое начало прямо от низших базидиальных грибов, перешедших к подземному существованию и благодаря этому аналогично трюфелевым выработавших замкнутые плодовые тела. Однако сейчас не представляется возможным с достаточной ясностью установить то или иное происхождение для разных групп гастеромицетов. Если, как это часто делается, взять в качестве примитивной Scleroderma, то можно отметить, что к ней примыкают, с одной стороны, Sphaerobolaceae и Nidulariaceae, а, с другой — ряд Lycoperdaceae→Tulostomataceae→Hymenogastraceae. Наконец, к этому же второму ряду примыкают, может быть, в качестве особой ветви Hysterangiaceae → Phallaceae. Эта ветвь кажется наиболее ясной в своей эволюции и достигает у представителей Phallaceae наивысшей ступени организации, не только среди гастеромицетов, но и всех вообще грибов. Вместе с тем эта ветвь связывается через посредство Secotium и др. с гемиангиокарпными гименомицетами.

ЛИТЕРАТУРА К GASTEROMYCETALES

Cunningham G. H., 1927. The development of Geaster velutinus. Trans. Brit. Myc. Soc., v. 12.

Fischer E., 1900. Phallineae — Plectobasidineae. Engl. Prantl., Natürl. Pflanzenfam. I.1.

Fischer, 1933. Gasteromyceteae. Engler, Natürl. Pflanzenfam., Bd. 7, a.

Fries R. E. 1911. Ueber d. cytologische Verhältnisse bei Nidularia. Zschr. Bot. B. 9.

Fries, 1936. Cruribulum vulgare und Cyathus striatus, zwei Gasteromyceten mit tertapolarer Geschlechtsverteilung. Botaniska Notizer.

Lander, 1933. Lycoperdon. Amer. Journ. Bot., v. 20.

Lander, 1933. Spore Formation in Scleroderma lycoperdoides. Bot. Gaz., v. 95.

Lohwag H., 1926. Zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Gasteromyceten Beih. z. Bot. Zbl., II Abt. B. 42.

Lorenz, 1933/34. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Sphaerobolus. Arch. Protist., Bd. 81.

Pillay, 1923. Zur Entwicklungsgeschichte von Sphaerobolus stellatus. Jahrb. philosoph. Fakultät Bern, Bd. 3.

Rabinowitsch, 1894. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gasteromyceten. Flora, Bd. 79.

Swarz, 1928. Spore germination of Lycoperdon pyriforme. Papers Michighan Acad. Sc. v. 9.

Swarz, 1933. Lycoperdaceae. Amer. Journ. Bot., v. 20.

Swarz, 1935. Some cultural character of Species of Lycoperdaceae. Amer. Journ. Bot., v. 22.

5. ПОРЯДОК AURICULARIALES

Небольшая группа в несколько десятков видов, среди которых многие известны только из тропиков; большей частью сапрофиты на древесных сучьях, некоторые паразиты.

Auriculariales характеризуются главным образом строением базидий, сложенных из четырех друг за другом расположенных клеток. Соответственно этому фигуры делений копуляционного ядра в развивающейся базидии ориен-

тированы вдоль нее (стихобазидиальный тип). Большей частью базидии располагаются на плодовых телах, имеющих обыкновенно студенистую консистенцию, реже — прямо на мицелии. Последний также обыкновенно имеет ослизненные стенки и у некоторых видов несет пряжки (на диплоидном мицелии).

Наиболее известный представитель Auricularia (Hirneola) auricula judae, называемая иудино ухо, нередко встречается на мертвых ветвях бузины. В сухую погоду ее плодовые тела ссыхаются до мало заметных корочек, а во влажную разбухают, принимая форму, напоминающую ушную раковину человека. На их верхней стороне под слоем общей слизи залагаются довольно тесным слоем базидии. Они вытягиваются вертикально и делятся на 4 клетки, развивающие каждая боковую стеригму, более длинную у нижних клеток и более короткую у верхних. Достигнув свободной поверхности, они вздуваются на концах в базидиоспоры (рис. 272, *3*). Последние прорастают, разделяясь на несколько клеток и дают в воде сначала многочисленные крючковидные конидии (рис. 272, *2*), а в питательной жидкости развивают прямо мицелий. Последний сначала сложен из одноядерных клеток, а потом делается двуядерным.

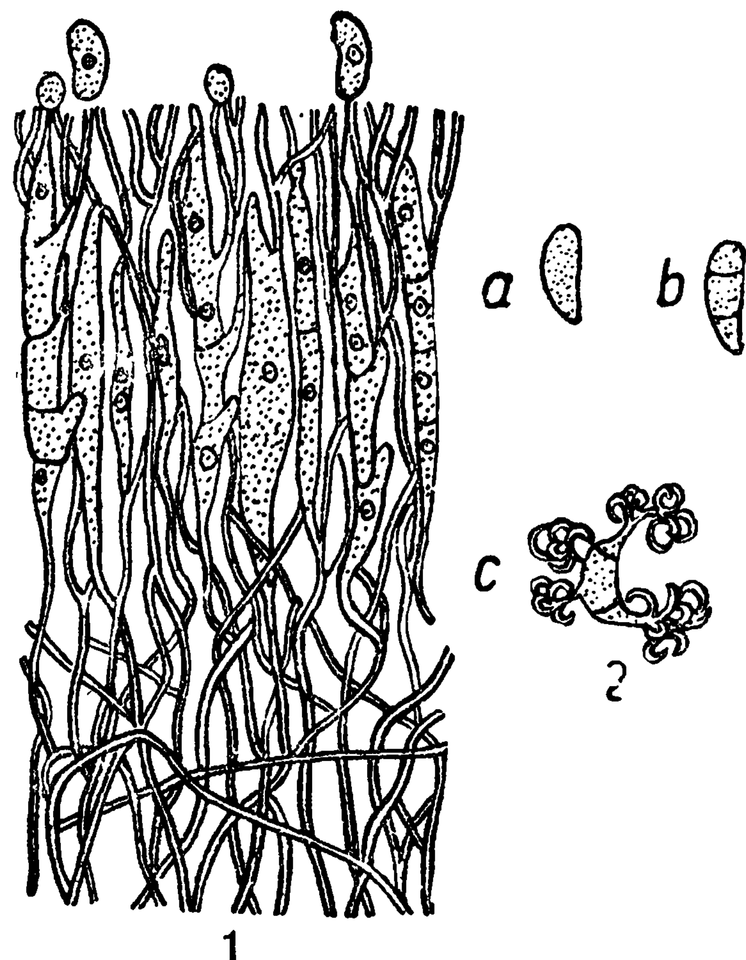


Рис. 272. Auricularia auricula judae: *1* — разрез поверхностного слоя плодового тела; *2* — базидиоспоры и их прорастание.

В недавнее время у этой формы установлен биполярный гетероталлизм (Barnett, 1937). Из соединения двух мицелиев разных полов вырастает более мощно развитой диплоидный дикариофитный мицелий. Из двуядерных клеток сложено и все плодовое тело.

Из близких, но паразитных форм можно указать Eocronartium muscicola, встречающийся изредка на мхах, где его дикариофитный мицелий пронизывает целые побеги и образует на концах их небольшие булавовидные плодовые тела. Также на мхах паразитируют Iola с слабо развитым плодовым телом в виде корочки и Helicobasidium typhuloides. У Helicobasidium плодового тела совсем не образуется, а базидии развиваются без порядка на рыхлом сплетении мицелия.

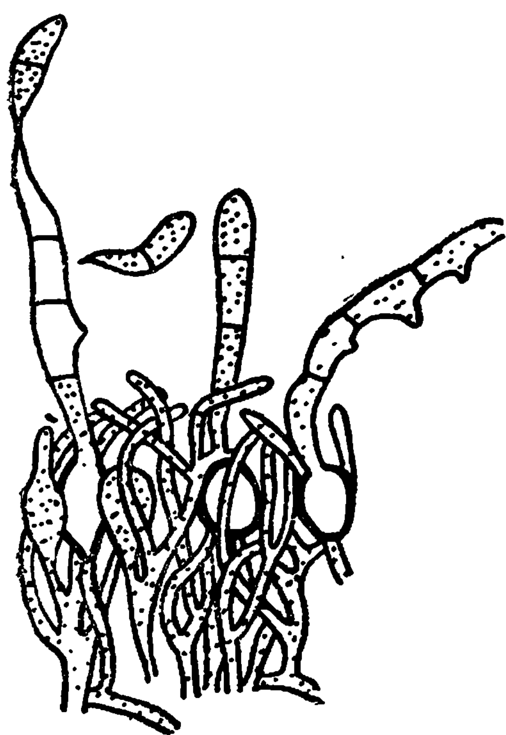


Рис. 273. Septobasidium, развитие базидии из толстостенных цист.

Некоторые, как Septobasidium, представляют интересную особенность, состоящую в том, что их базидии развиваются не прямо из гиф плодового тела, а из особых утолщенных окончаний их, имеющих известное сходство со спорами, хотя и не отпадающими (рис. 273). Интересно, что такие склеробазидии (см. стр. 311) развиваются преимущественно у таких представителей, которые имеют малое ослизнение плодовых тел, и отсутствуют у сильно слизистых форм. Нужно думать, что спороподобная толстостенная клетка у первых имеет значение защиты от высыхания, что́ у слизистых форм достигается самой слизью. Вместе с тем эти склеробазидии приобретают особый морфологический интерес при сравнении со следующими порядками Ustilaginales и Uredinales, где образование их особенно характерно.

Представители преимущественно тропического и субтропического рода Septobasidium весьма интересны также с экологической стороны. Они связаны в своей жизни с определенными видами насекомых из червецов (Aspidiotus и др.), паразитируя на них. Насекомые помещаются в особых камерах в теле гриба и, пуская внутрь субстрата (древесной ветви) свое сосальце, получают через него свое питание. В свою очередь гриб заражает своими гифами насекомое, питаясь его соками, но не убивая его.

В таких же камерах некоторые насекомые оказываются не зараженными. Они откладывают яйца, развивающиеся далее в подвижные личинки. Последние, оставляя камеру и проползая по поверхности гриба, заражаются его базидиоспорами, причем ростковые трубочки их внедряются в тело насекомого. Однако насекомое не погибает от этого, а уползает дальше, унося в своем теле заразу. В новом месте насекомое останавливается, теряет подвижность и присасывается к коре древесной ветви. Затем из содержащихся в нем гиф гриба развиваются наружные гифы, которые и образуют, в конце концов, характерное тело гриба в виде плоской корочки. Таким образом, гриб не только в своем питании, но и в распространении зависит от насекомого, так как споры его липкие и ветром не разносятся. В этом можно видеть пример весьма тонкого паразитизма.

У всех упомянутых выше Auriculariales, хотя бы базидии и залагались несколько в глубине под покровом общей слизи плодового тела, но базидиоспоры образуются на свободной поверхности, т. е. эти представители являются гимнокарпными. Наоборот, некоторые виды оказываются ангиокарпными, так как базидии развиваются у них в глубине плодового тела под прикрытием гифенного сплетения, образующего общий перидий. Базидиоспоры здесь освобождаются, как у гастеромицетов, лишь после разрушения этого общего перидия и всей внутренней ткани, которую можно назвать глебой. Представителем этих ангиокарпных Auriculariales, объединяемых в особое семейство Phleogenaceae, может служить Phleogena (Pilacre) faginea (на сучках бука). Ее плодовые тела в несколько миллиметров вышиной имеют вид беловатой головки на ножке.

Практическое значение Auriculariales не велико. Как связанные преимущественно с древесинными субстратами они играют известную роль в разрушении древесины, хотя не являются энергичными агентами в этом отношении. Плодовые тела Auricularia (Hirneola) cochleata ценятся в Восточной Азии как съедобные.

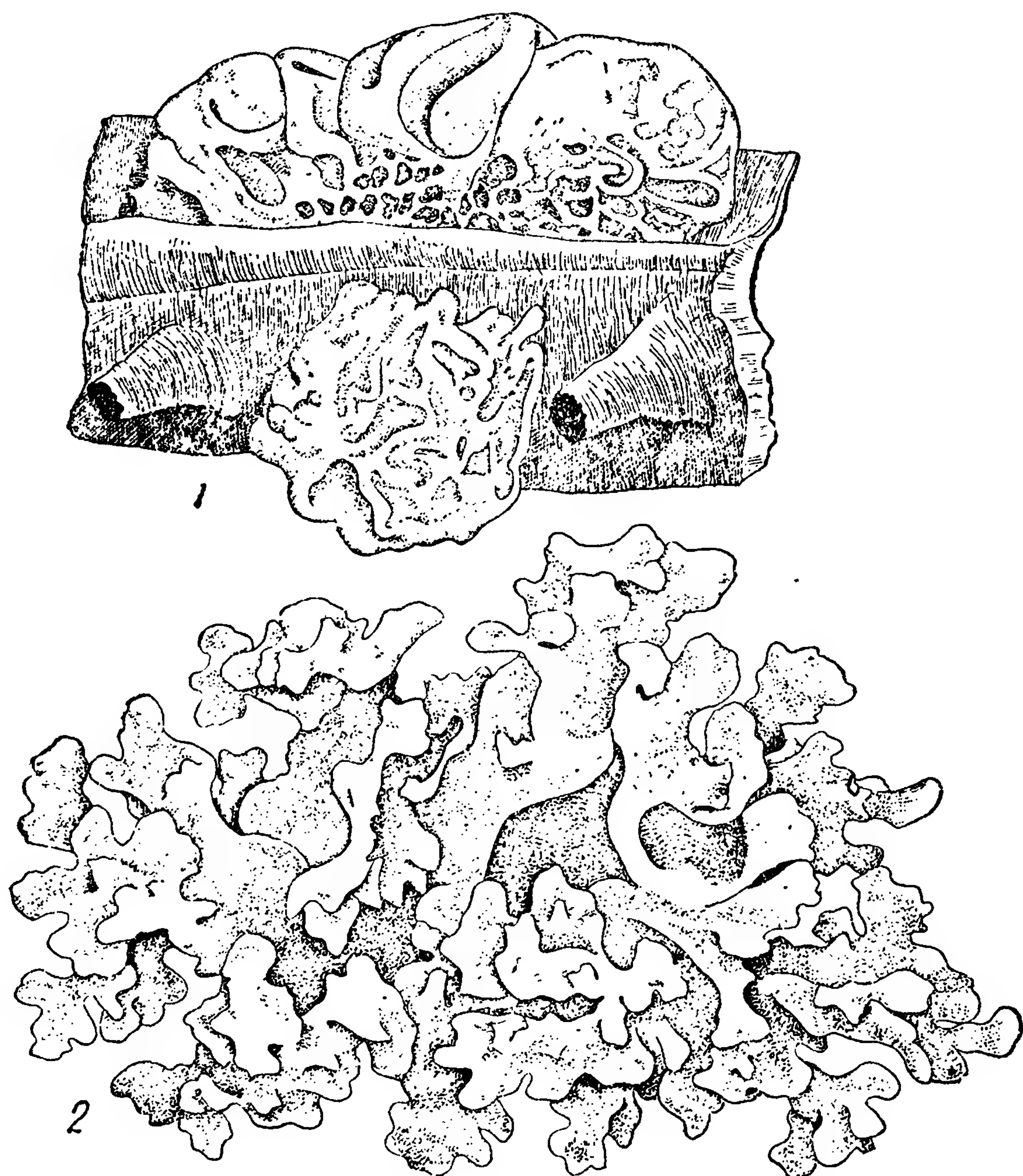


Рис. 274. Внешний вид плодовых тел: *1* — Tremella mesenterica; *2* — Tremella fuciformis.

6. ПОРЯДОК TREMELLALES

Небольшой порядок Tremellales, или дрожалковых, содержит около сотни видов и представляет довольно любопытные черты параллелизма с предыдущим, но отличается от него строением базидий, разделенных здесь не поперек, а вдоль крестообразно расположенными перегородками на 4 рядом лежащие клетки. Соответственно этому оси фигур деления копуляционного ядра при развитии базидии ориентированы поперечно (хиастобазидиальный тип). Представители Tremellales преимущественно сапрофиты на древесных сучьях. Плодовые тела их слизистой консистенции. При этом у простейших форм, как у Stypella, они только намечаются, и базидии расположены неопределенными пучками. У других, как у Exidiopsis, плодовые тела в виде плоских лепешек неопределенных очертаний, с базидиями, расположенными тесным слоем на его свободной поверхности, у третьих, как у Tremella (рис. 274), плодовые тела в виде более массивных слизистых тел

иногда лопастных, поднимающихся от субстрата (Tr. frondosa). Наконец, у некоторых плодовые тела имеют замечательное внешнее сходство с некоторыми гименомицетами. Например, Protomerulius имеет ресупинатные плодовые тела, несущие на свободной поверхности перевивающиеся складки, весьма напоминающие Merulius. На их поверхности также развивается слой базидий (гимений). Protohydnum и особенно Tremellodon весьма напоминают представителей Hydnaceae (рис. 276). У последнего студенистое плодовое тело состоит из шляпки и эксцентрической ножки. На нижней стороне шляпки расположены шиповидные выросты, покрытые базидиями.

Как и у Auriculariales, плодовые тела Tremellales получают определенный вид только во влажную погоду, когда разбухает их слизь, при высыхании же они превращаются в мало заметные корочки. Базидии располагаются по поверхности плодового тела под слоем общей слизи его довольно правильным слоем, который можно сравнить с гимением. Каждая клетка взрослой базидии имеет на вершине длинный толстый отросток, на конце которого развивается тонкая стеригма, высовывающаяся наружу из слизистого покрова и приносящая здесь базидиоспору (рис. 275). В некоторых случаях перегородки в базидии идут не продольно, крестообразно пересекаясь, а косо и иногда даже почти поперечно. Такие базидии могут отчасти служить переходом к Auriculariales.

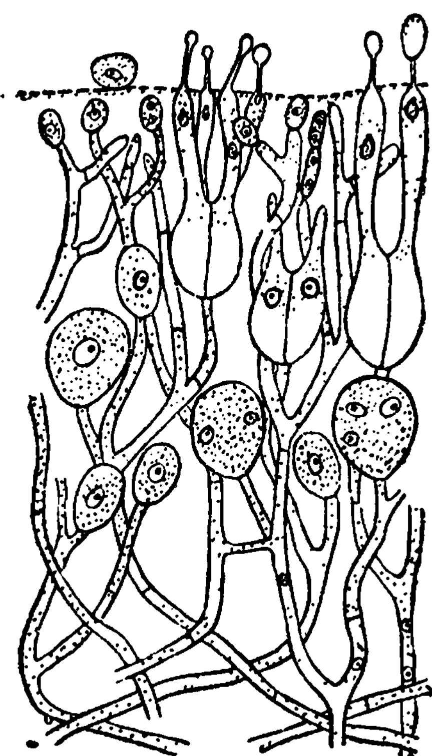


Рис. 275. Tremella mesenterica, разрез плодового тела с базидиями на разных стадиях развития.

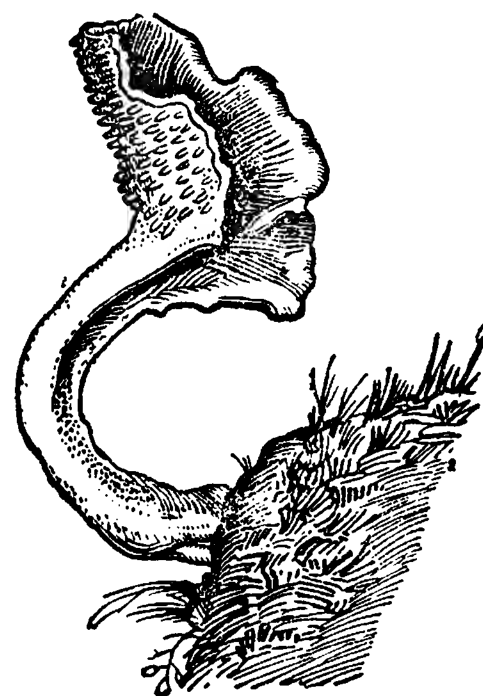


Рис. 276. Tremellodon gelatinosum, внешний вид плодового тела (естественная величина).

Базидиоспоры прорастают, как и у Auriculariales, разделяясь на несколько клеток, и часто дают в начале загнутые или прямые конидии, затем почкующиеся. Конидии у некоторых форм известны также и на мицелии и на молодых плодовых телах. Диплоидный мицелий нередко несет пряжки.

Род Hyaloria, подобно Phleogena и некоторым другим из Auriculariales, ангиокарпен. Базидии залагаются здесь довольно глубоко в плодовом теле под прикрытием стерильных гиф. Эти последние, однако, не образуют прочного перидия, так как не переплетаются друг с другом и идут параллельно, только склеенные общей слизью. Отдельные базидиоспоры могут продвигаться сквозь нее наружу. Тропический по преимуществу род Sirobasidium интересен особенно тем, что базидии образуются в его плодовых телах цепочками. Обычно они разделены только на две клетки косо идущей перегородкой и несут базидиоспоры прямо на своей поверхности без стеригмы или ножки.

Практическое значение Tremellales не велико. Развиваясь на древесных сучьях, пнях и т. п. субстратах, они вызывают разрушение древесины. Некоторые поселяются и на живом дереве; из них Tremella faginea считается одним из главных факторов появления так называемого ложного ядра в древесине бука.

Родственные связи Auriculariales и Tremellales

Авторы, придающие основное значение в систематике базидиомицетов стихобазидиальному или хиастобазидиальному типу развития базидии, должны отрицать какие-нибудь родственные связи между аврикуляриевыми и дрожалковыми, помещая их в разные эволюционные ряды базидиальных грибов. Это так и делается, например, в руководстве Геймана (1926). Однако между этими двумя группами грибов имеется существенное сходство. Даже самое деление базидии не всегда строго фиксировано у них в своем направлении. Так, у Tremella наряду с обычным для нее продольным делением базидии наблюдается также косое, иногда почти поперечное. У относимого также к дрожалковым рода, Sirobasidium, базидия уже делится почти поперек, притом только на две клетки (неизвестно, как в этих случаях ориентировано веретено ядерного деления).

Далее, для аврикуляриевых и дрожалковых одинаково характерны слизистая консистенция плодовых тел и их общее сложение, показывающее значительный параллелизм в обеих группах (неопределенные подушечки, более оформленные плодовые тела, гимнокарпные, ангиокарпные). Наконец, для них характерен в общем одинаковый способ прорастания базидиоспор (деление их и образование вторичных конидий; см. стр. 347 и 349).

Такие черты сходства трудно объяснить как результат конвергенции, и кажется более правильным видеть в них доказательства родственных связей обеих групп. Самое строение их базидий может быть истолковано следующим образом: они не совсем гомологичны холобазидиям, состоящим из собственного тела и стеригм. Здесь же тело базидии расчленяется на две части: нижнюю или гипобазидию, соответствующую телу холобазидии, и верхнюю, или эпибазидию. Последняя отсутствует в типичной холобазидии и представлена только у Dacryomycetales в виде двух толстых ветвей на вершине, увенчанных каждая тонкой стеригмой с базидиоспорой на ней. У Tremellales такое же значение имеют толстые выросты на вершине каждой клетки, также на концах несущие по одной тонкой стеригме с базидиоспорой. У Auriculariales эпибазидия представлена в виде длинного выроста, делящегося на четыре клетки, расположенные друг над другом. Таким образом, эпибазидия рассматривается как новообразование, отсутствующее в холобазидии. Если деление ядра происходит в гипобазидии, как у Tremellales, то оно ориентируется, в соответствии с округлыми очертаниями ее, поперечно, если же деления ядер переносятся в узкую и быстро растущую эпибазидию, как у Auriculariales, то ось деления в соответствии с пространственными отношениями, вторично ориентируется продольно.

Такие сложные базидии, состоящие из двух частей, предлагается иногда называть гетеробазидиями. Кроме Dacryomycetales, Tremellales и Auriculariales они представлены также у ниже разбираемых Ustilaginales и Uredinales (там они имеют сложение, сходное с Auriculariales). Некоторые зачатки развития гетеробазидий намечаются также у низших холобазидиальных грибов близких к Corticium, например у Vuilleminia, Brachybasidium и особенно у Tulasnella. Однако у них эпибазидии развиты меньше и не отделяются перегородками.

Можно предположить, что близкие родственно Tremellales и Auriculariales связываются в своем происхождении с низшими холобазидиальными грибами, близкими к Corticium, с которыми у них имеются и некоторые другие черты сходства, например, в виде наличия в плодовых телах особых г л е о ц и с т и д — толстых гиф с густым слизистым содержанием, проходящих особенно в гимении и иногда высовывающихся над его поверхностью (ср. рис. 18,1). Те зачатки эпибазидий, которые имеются у Vuilleminia, Brachybasidium и др., при дальнейшем развитии могли дать сложные многоклетные гетеробазидии, характерные для Tremellales и Auriculariales. Как переходная форма в указанном направлении особенно интересна Tulasnella. Базидии ее несут на вершине четыре довольно массивных выроста и весьма похожи на базидии Tremella, хотя они и остаются одноклетными. Одни авторы относят Tulasnella к холобазидиомицетам, другие — к Tremellales.

Из тех же корней берут, повидимому, свое начало Dacryomycetales, формально по неразделенности базидии относимые к холобазидиомицетам, но по общему сложению и развитию ее сближающиеся с той же Tulasnella или с Tremellales.

С другой стороны, уже из Auriculariales выводятся два более специализированных порядка, Ustilaginales и Uredinales, которые представлены исключительно паразитными формами.

ЛИТЕРАТУРА К AURICULARIALES и TREMELLINALES

Barnett, 1937. Sexuality of Heterobasidieae. Mycologia, v. 29.
Brefeld, 1888. Protobasidiomyceten. Untersuch. aus dem Gesamtgebiet. der Mycologie, Bd. 7.
Couch J., 1938. The genus Septobasidium. Univ. N. Carolina Press.
Dangeard, 1894. Mémoire sur la réproduction sexuelle des Basidiomycètes. Le Botaniste, v. 4.
Gäumann, 1922. Ueber die Gattung Kordyana. Ann. mycol., v. 20.
Gäumann, 1926. Vergleichende Morphologie der Pilze. Jena.
Green E., 1925. Note in the occurene of clamp-connection in Hirneola. Ann. Bot., v. 39.
Juel, 1897. Muciporus und die Familie der Tulasnellaceen. Bih. Svenska Vet. Akad., Handlingar, v. 23.
Juel, 1898. Die Kernteilungen in den Basidien. Jahrb. wiss. Bot., Bd. 32.
Killermann, 1928. Tremellineae. Engler, Natürl. Pflanzenfam., Bd. 6.
Maire, 1902. Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes. Bull. Soc. mycol. France, v. 18.
Neuhoff W., 1924. Zytologie und systematische Stellung der Auriculariaceen und Tremellinaceen. Bot. Arch, B. 8.
Rogers, 1932. A cytological study of Tulasnella. Bot. Gaz., v. 94.
Rogers, 1934. The basidium. University of Jowa Studies, v. 16.
Shear, 1925. The life history of Pilacre faginea. Journ. Agr. Res., v. 30.
Whelden, 1934—1935. Cytological studies in the Tremellaceae, I u II. Mycologia, v. 26 и 27.

7. ПОРЯДОК USTILAGINALES. ГОЛОВНЕВЫЕ

В порядке Ustilaginales, или головневых, известно около 700 видов (из них больше 300—в роде Ustilago) исключительно паразитов, вызывающих очень характерные заболевания пораженного растения, известные у культурных растений под названием головни. Некоторые органы растения при этом частично разрушаются и приобретают темный и как бы обгорелый вид (отсюда и название головня), вследствие образующихся здесь в большом количестве темно окрашенных спор паразита, называемых головневыми спорами. Паразитирующий мицелий головневых диплоидный и иногда несет даже пряжки. Он распространяется преимущественно межклетно, но иногда дает гаустории или пронизывает клетки насквозь. Перед спорообразованием мицелий начинает особенно обильно разрастаться и ветвиться в известных участках тела хозяина, вытесняя и разрушая его ткани. При этом гифы делятся поперечными перегородками на короткие изодиаметрические клетки. Оболочки их ослизняются, а под ними вырабатываются около каждой клетки новые оболочки, темно окрашенные, нередко шиповатые или сетчатые с поверхности. Эти клетки и есть головневые споры, являющиеся по своему происхождению хламидоспорами. В молодости они, как и вообще клетки паразитирующего мицелия, двуядерны. Затем ядра в них сливаются.

У некоторых родов образуются не одиночные споры, а спорокучки из большего или меньшего количества плотно сросшихся спор, не разъединяющихся при созревании. У Tuburcinia, Tolyposporium и Thecaphora все клетки спорокучки одинаковы, у других, как Urocystis, Doassansia, Tracya (рис. 283) некоторые клетки теряют свое содержимое и остаются в виде наполненных воздухом мешков, другие же сохраняются живыми и плодущими.

После освобождения из разрушенной ткани хозяина головневые споры большей частью способны к немедленному прорастанию, но вместе с тем при отсутствии условий для этого (в первую очередь при сухости) могут храниться годами, не теряя всхожести.

В подробностях процесс прорастания головневых спор различен у разных представителей и служит главнейшим основанием для систематического подразделения Ustilaginales. У Ustilago scabiosae из споры вырастает цилиндрическая ростковая трубка, куда переходит копуляционное ядро и здесь дважды делится (редукционное деление). Между получившимися четырьмя ядрами образуются поперечные перегородки, так что получается фрагмобазидия из четырех друг за другом расположенных клеток. При развитии на них базидиоспор ядро каждой клетки делится, и одно переходит в базидиоспору, а другое остается в самой клетке базидии (рис. 277, *1*). Благодаря этому здесь может образоваться несколько генераций базидиоспор, так как каждый раз происходит такое же деление ядра клетки фрагмобазидии. Эта повторность образования базидиоспор характерна и для некоторых других Ustilaginales и отличает их от Auriculariales (и следующих Uredinales), где имеются такого же сложения фрагмобазидии, но образующие только одно поколение базидиоспор. Сходные в типе 4-клетные фрагмобазидии образуются у многих других видов, как Ustilago violacea (U. antherarum), Ust. tragopogonis и др. Только здесь чаще деление копуляционного ядра головневой споры происходит еще в ней, и иногда не все дочерние ядра переходят в ростковую трубу. Благодаря этому фрагмобазидия может быть 3-даже 2-клетной, но зато за счет оставшегося в споре ядра (или ядер) может развиться дополнительная базидия. Такое явление особенно распространено у Ustilago bromivora и Ust. grandis (Bauch., 1925).

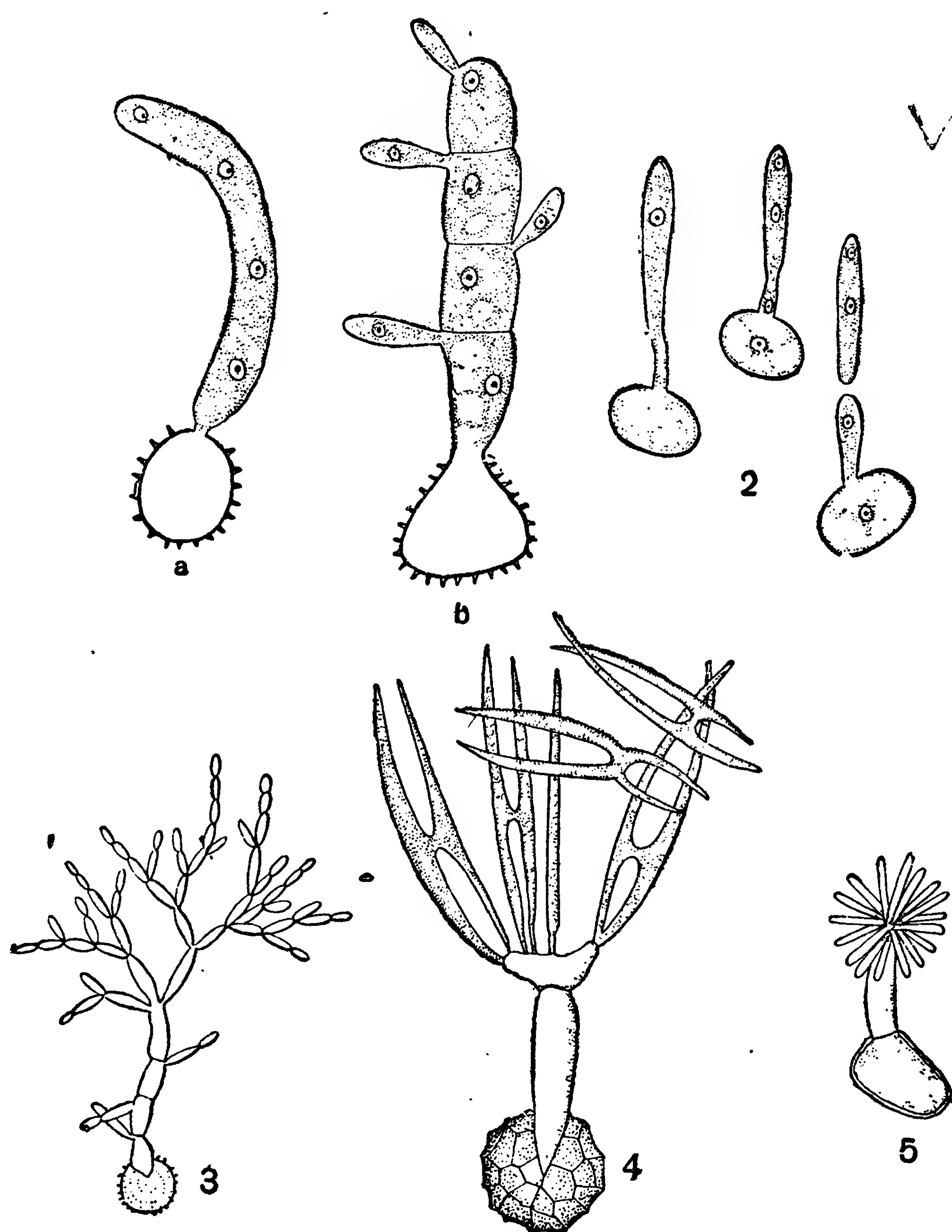


Рис. 277. Прорастание головневых спор. *1* — Ustilago scabiosae; *2* — Ustilago longissima, *3* — Ustilago zeae, почкование базидиоспор на базидии, *4* — Tilletia tritici, *5* — Neovossia moliniae.

Наконец, у Ust. longissima совсем не формируется типичных фрагмобазидий. После деления копуляционного ядра споры на 4 из нее вырастает коротенькая трубочка, отчленяющая последовательно на конце несколько вытянутых клеток, сейчас же отпадающих и вырастающих затем в короткие нити, снова распадающиеся на отдельные клетки (рис. 277, *2*).

Описанный тип базидий, разделенных поперечными перегородками, свойственен не только видам Ustilago, но и многим другим родам, как Sphacelotheca, Cintractia, Thecaphora и др. Все они по этому признаку объединяются в семейство Ustilaginaceae. В противоположность им Tilletia, Entyloma, Doassansia и др., объединяемые в семейство Tilletiaceae, имеют иной тип базидий. Здесь из головневой споры вырастает трубочка, которая, не разделяясь на клетки, на своем верхнем конце образует базидиоспоры в разном числе в разных случаях: от четырех (Urocystis) до нескольких десятков Neovossia (рис. 277, *4*, *5*). Соответственно этому копуляционное ядро головневой споры делится здесь два или большее число раз.

Различие строения базидий у Ustilaginaceae с одной стороны, и у Tilletiaceae — с другой, по первому взгляду кажется весьма существенным (фрагмобазидия у первых и холобазидия у вторых) и вызывало даже сомнения в возможности объединения этих двух семейств в один порядок. Однако при ближайшем рассмотрении это различие может быть понято скорее как формальное. Если принять приведенное выше толкование строения базидий Auriculariales и Tremellales (стр. 350), то его нужно распространить и на Ustilaginales. При этом фрагмобазидия Ustilaginaceae, как и не разделенная базидия Tilletiaceae, одинаково должны пониматься как эпибазидия, т. е. как вторичный вырост из гипобазидии, представленной в данном случае головневой спорой. При таком понимании оказывается не существенным, разделена или не разделена на клетки эта эпибазидия. Аналогично этому у Dacryomycetales, или Tulasnella, базидии по своему строению и развитию сближаются с Tremellales, хотя они и не разделены на клетки, как и базидии гименомицетов.

За исключением же указанного формального различия Ustilaginaceae и Tilletiaceae столь сходны по остальным чертам их строения и развития, что сближение их не может возбуждать никаких сомнений[1].

Базидиоспоры у большинства Ustilaginaceae обладают способностью размножаться почкованием, давая, так же как и они сами, одноядерные «почкующиеся конидии» (Sprosskonidien). Во многих случаях это почкование начинается еще на базидии, так что в результате она принимает вид разветвленного деревца (рис. 277, *3*). При истощении питательного субстрата почкующиеся конидии вырастают в гаплоидный мицелий, не достигающий обыкновенно большого развития и не способный заражать растение.

Как было указано выше (см. стр. 49), головневые гетероталличны. Это выражается в том, что базидиоспора имеет определенный половой знак, сохраняющийся и в ее гаплоидном потомстве (почкующиеся конидии). Поэтому между ними никогда не наблюдается половой реакции. Последняя происходит лишь при соединении базидиоспор, или их потомства, двух разных половых знаков и выражается в копуляции, причем обычно содержимое одной клетки переходит в другую (рис. 278, *1*, *в*). Опустевшая клетка после этого отмирает, а другая, содержащая два ядра, является началом диплоидной генерации. Она или продолжает некоторое время почковаться, но давая уже диплоидные двуядерные почкующиеся конидии, или прямо вырастает в диплоидный двуядерный мицелий, отличающийся большей силой роста по сравнению с гаплоидным и могущий заражать соответственное растение. В некоторых случаях копуляция наступает еще между базидиоспорами, сидящими на базидии, или даже между клетками самой базидии. Последнее очень типично для Ustilago tritici и Ust. nuda, которые обычно совсем не образуют базидиоспор, а из попарно прокопулировавших клеток их фрагмобазидии вырастают нити диплоидного мицелия, прямо заражающие растение (рис. 278, *2*)[2].

Таким образом в этих случаях гаплоидная фаза чрезвычайно сокращается, и почти вся жизнь гриба проходит в диплоидном состоянии. Такое явление еще более распространено среди Tilletiaceae. Здесь базидиоспоры вообще обладают мало выраженной способностью к почкованию и большей частью копулируют попарно, еще сидя на базидии. Затем такая парочка, имеющая вид буквы Н, сваливается и дает или диплоидную конидию, или прямо вырастает в диплоидный мицелий, в свою очередь могущий развивать конидии (рис. 277, *4* и 278, *3*).

Образование конидий отмечается также в некоторых случаях и при паразитной жизни гриба, например у Entyloma или Tuburcinia, где они разви-

---

[1] Нужно сказать, что и у Tilletia трубочка базидии нередко имеет ряд поперечных перегородок, однако они означают не разделение ее на клетки, а лишь последовательное отгораживание растущей верхней части от пустеющей нижней. Такое же явление нередко наблюдается и в вегетативном мицелии головневых и некоторых других, особенно паразитных грибов, при росте их в сапрофитной культуре.

[2] Интересно отметить, что копуляция может наступить или между рядом лежащими клетками, или более отдаленными, например через одну или между двумя крайними и двумя средними. Это обстоятельство указывает, что разделение полов может происходить здесь как при первом редукционном делении ядра, так и при втором.

ваются на конидиеносцах, высовывающихся наружу через устьица, или между обычными клетками эпидермиса пораженного листа (рис. 282, *2*). Цитологические данные здесь отсутствуют, но можно думать, что эти конидии должны принадлежать к диплоидной фазе, как и весь паразитирующий мицелий [1].

Биология головневых на хлебных злаках. Головневые грибы имеют исключительно большое значение как вредители особенно зерновых культур. Поэтому они много изучались, как со стороны характера и условий паразитизма, так и многих других сторон жизни.

В отношении паразитизма головневые обнаруживают весьма высокую степень приспособленности, как это можно заключить из изучения способов инфекции и характера воздействия на питающее растение.

Большинство и притом наиболее важных видов производит диффузное поражение растения: мицелий гриба пронизывает его от основания до вершины, хотя спороношение и сосредоточивается обыкновенно в определенных его органах, которые и обнаруживают в это время явление головни. В многолетних травянистых растениях такой диффузный мицелий сохраняется из года в год в корневище, заражая оттуда вновь образуемые побеги, в однолетних же растениях мицелий отмирает вместе с ними, и гриб сохраняется при посредстве головневых спор. Наилучше изучены с этой стороны головневые грибы хлебных злаков, где устанавливаются следующие основные типы заражения:

Рис. 278. *1* — Ustilago violacea (U. antherarum): *a* — размножение базидиоспор почкованием; *b* — копуляция почкующихся конидий (+ и —); *2* — Ustilago nuda: *a* — копуляция между клетками фрагмобазидии, переход ядер из одной клетки в другую (d — копуляция между разными базидиями); *3* — Tilletia tritici, развитие из прокопулировавших базидиоспор двуядерной конидии.

1. Тип Ustilago tritici (пыльная головня пшеницы) (рис. 279, *1*). Головневые споры попадают на рыльце открытого цветка и прорастают здесь, не образуя обособленных базидиоспор, и давая диплоидные гифы из прокопулировавших клеток фрагмобазидии (рис. 278, *2*). Эти диплоидные гифы, следуя по пути, проложенному пыльцевыми трубками, достигают завязи и внедряются в семяпочку, которая не погибает от этого, а развивается в нормальное семя, содержащее в зародыше (в щитке и особенно под почечкой) гифы паразита. Развившиеся зараженные зерна нормально прорастают, но дают с самого же начала зараженное растение. Вместе с ростом его растет и мицелий гриба, пронизывая от основания до вершины его стебель и отчасти заходя и в листья. При развитии колоса гифы особенно обильно разрастаются в его богатых питательными материалами тканях, разрушают их и сами распадаются на головневые споры. Когда пораженный колос выходит из верхнего листового влагалища, он имеет уже вполне головневый вид: цветы и в

[1] Согласно указаниям Wilson (1915) у Tuburcinia primulicola, паразитирующей на Primula, зимующий в корневище хозяина мицелий одноядерный и развивает весной на цветах одноядерные же конидии, которые попарно копулируют и дают двуядерный мицелий, вероятно, развивающий позднее головневые споры. Если эти указания подтвердятся, то мы имеем здесь совершенно оригинальный цикл развития, напоминающий Uredinales, где также гаплоидный и диплоидный мицелий существуют самостоятельно в паразитном состоянии.

значительной степени кроющие чешуи оказываются в нем уже разрушенными и превращенными в черную пылящую массу спор. Только общая ось колоса остается при этом не поврежденной. Споры головни переносятся ветром на раскрывающиеся в это время цветы здоровых растений пшеницы и заражают описанным выше образом их рыльца.

Для понимания характера паразитизма Ust. tritici интересно проследить его влияние на хозяина. Пораженное растение во взрослом состоянии несколько ниже здорового, обильнее кустится и обнаруживает несколько иное анатомическое строение: относительно большее развитие проводящих элементов и устьиц. Физиологические функции растений на ранних стадиях не только не подавляются, но даже стимулируются присутствием гриба. Замечается повышение дыхания и ассимиляции (то и другое приблизительно на 20%). Повышается также испарение. В результате пораженное растение вначале не отстает и даже опережает в развитии здоровые, и лишь позднее, когда в момент спорообра-



Рис. 279. Головня на хлебных злаках: *1* — Ustilago tritici на пшенице; *2* — Ustilago avenae на овсе; *3* — Tilletia tritici на пшенице, рядом пораженные зерна (внутри черная масса спор); *4* — Ustilago panici miliacei на просе.

зования происходит усиленная трата веществ, больное растение делается легче контрольного здорового. Ust. tritici представляет пример наиболее совершенного паразитизма как по циклу развития паразита, замечательно приспособленного к циклу развития хозяина, так и по характеру воздействия на него, напоминающего на более ранних стадиях симбиотические отношения.

К тому же типу принадлежит Ust. nuda — пыльная головня ячменя с таким же характером прорастания головневых спор и заражения цветов хозяина.

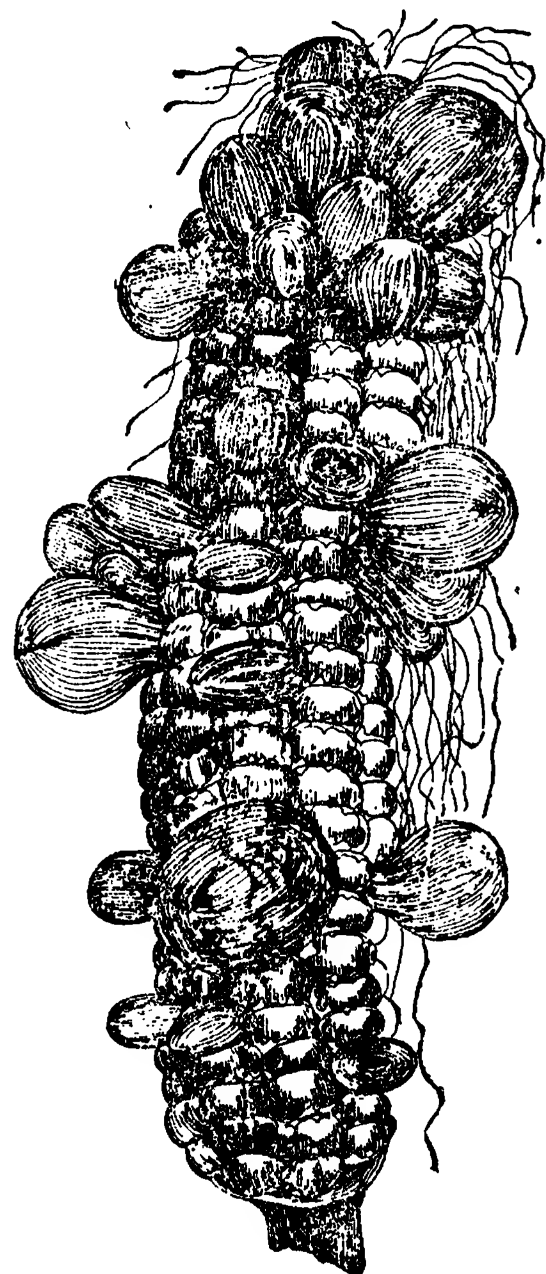
2. Тип Ustilago panici miliacei — головня проса (рис. 279, *4*). Головневые споры попадают в почву прилипшие к посевным зернам. Здесь они прорастают в 4-клетную фрагмобазидию и образуют базидиоспоры, сначала почкующиеся или прямо копулирующие и дающие начало диплоидному мицелию. Тем временем начинает прорастать зерно, и диплоидный мицелий проникает в проросток, пробивая его нежные покровные ткани [1]. Здесь он доходит до точки роста и растет вместе с ней, распространяясь вдоль

[1] Заражаются только очень молодые проростки, до 2 см длины. Заражение более развитого растения не удается.

стебля. При заложении метелки мицелий разрастается в ее тканях, разрушает и деформирует их и сам распадается на головневые споры. При выколашивании из листового влагалища вместо нормальной метелки выдвигается колбообразная масса, состоящая из спор и прикрытая с поверхности беловатой пленкой оставшихся гиф.

К этому типу заражения молодых проростков спорами, проросшими в почве, относится большинство головневых на хлебных злаках: Tilletia tritici, Urocystis occulta, Ustilago hordei и др. Повидимому, он широко распространен среди головневых с диффузным мицелием и на других растениях.

Некоторым видоизменением этого типа является Ustilago avenae — пыльная головня овса (рис. 279, *2*). Здесь наряду с обычным типом инфекции проростков в почве, где развиваются фрагмобазидии и на них почкующиеся базидиоспоры, имеет место еще другой способ: заражение уже цветов головневыми спорами, переносимыми на них ветром. Однако при этом мицелий не проникает в завязь, а разрастается преимущественно в кроющих чешуях и на их внутренней поверхности, развивая здесь покоящиеся клетки — геммы. При посеве такого зерна эти геммы трогаются в рост вместе с ним и заражают проросток (Zade, Arland, 1924).


Рис. 280. Пузырчатая головня (Ustilago zeae) на початке кукурузы.

3. Тип Ustilago zeae — пузырчатая головня кукурузы (рис. 280). Характеризуется местным распространением мицелия. Заражает растение в любом возрасте, но только молодые его ткани: цветы, нижние части стеблевых междоузлий, листья и корни. Головневые споры прорастают в почве, дают базидиоспоры и почкующиеся конидии (рис. 277, *3*). Последние переносятся на растение ветром. Заражение удается только в том случае, если встретятся два гаплоидных мицелия. Они копулируют и развивают диплоидный мицелий, проникающий в ткань и вызывающий сильное местное разрастание ее, сопровождающееся притоком питательных материалов. В результате получаются опухоли, достигающие размеров головы ребенка. Первоначально они образованы главным образом из паренхимных клеток хозяина и пронизаны необильным мицелием. Позднее последний разрастается, разрушает ткань хозяина, кроме наружных покровов, потребляя скопленные в ней запасные вещества, и, наконец, распадается на головневые споры, освобождающиеся через разрыв наружных покровов опухоли.

Относительно влияния паразита на хозяина в этом втором и третьем типе заражения имеется не много специальных исследований. Отмечается, что во втором типе диффузно пораженные растения сильнее кустятся и отстают несколько в росте от здоровых. Однако и при этом не наблюдается отмирания или разрушения пронизанных грибом тканей, кроме тех мест, где происходит спорообразование.

При условиях, особенно благоприятствующих быстрому росту растения (подходящая температура, удобрения), последнее может освободить свою точку роста от медленнее растущего гриба. Такой «уход от заражения» имеет место при тех же условиях и в нашем первом типе. Ушедшие от заражения растения развивают затем нормально сформированные цветы и семена и кажутся по внешности совершенно здоровыми, хотя в ниже лежащих вегетативных органах их и можно обнаружить присутствие необильного мицелия паразита. Все это указывает, что в этих случаях диффузного поражения имеет место не грубый разрушающий паразитизм, а в высшей степени тонкое взаимное приспособление паразита и питающего растения.

Что касается третьего типа с местным заражением, то его нужно счесть в общем менее приспособленным. Однако и здесь на более ранних стадиях наблюдается стимуляция грибом тканей хозяина, выражающаяся усиленным ростом и размножением клеток и скоплением в них запасных питательных материалов.

При весьма совершенно выраженном паразитизме, головневые не лишены способности и к сапрофитной жизни. Повидимому, не редко и в естественной обстановке они могут некоторое время сапрофитно жить и размножаться почкованием в почве. Однако вероятно, что такое размножение почкованием не имеет здесь того большого значения, какое ему приписывали раньше (Brefeld), так как в почве головневые не могут конкурировать с многочисленными другими находящимися там организмами. Иное дело в условиях чистой культуры. Здесь они могут размножаться почти неограниченно долго, а в некоторых случаях удалось провести даже весь цикл развития головневых в чистой культуре in vitro [1]. Культура удается иногда и на обычных синтетических средах с сахарами и аммонийным или нитратным азотом, но еще лучше на настоях и отварах (например на агаризованном отваре овсяной муки). Прорастание головневых спор с образованием фрагмобазидий идет нередко в капле чистой воды. В других случаях (например для спор Tilletia) нужна почвенная вытяжка, вероятно, ввиду наличия в ней ростовых веществ типа биоса (см. стр. 72).

Из других результатов более подробного экспериментального изучения головневых следует указать на явления, связанные с гетероталлизмом.

Выше уже было указано (стр. 49), что все изученные в этом отношении головневые оказались гетероталличными. У большинства обнаружено биполярное разделение типов, но у некоторых также и тетраполярное (Ustilago zeae, Ust. longissima). Из гетероталлизма вытекает доказанная в некоторых случаях экспериментально бесплодность односпоровой инфекции (например у Tilletia tritici), так как в этих случаях не может получиться диплоидного мицелия, необходимого для паразитных условий. В большинстве случаев односпоровая инфекция совсем не получается, но иногда, например у Ustilago zeae (Hanna, 1929), моноспоровый гаплоидный мицелий проникает в ткань растения и разрастается там, но до разрастания пораженной ткани и спорообразования дело не доходит.

На основе тех же явлений гетероталлизма произведены многочисленные удачные опыты гибридизации, при том не только между мелкими формами, но и между хорошо выявленными видами (например Tilletia tritici × T. levis, Ustilago avenae × Ust. levis и др.). Дальнейший анализ полученных гибридов позволил проследить наследование разных свойств родителей, как физиологических, так и морфологических (см. стр. 58). Наконец, следует указать на экспериментальное изучение мелких биологических форм (биотипов). Их выявлено сейчас довольно значительное число, хотя и не столь много как, например, у ржавчинных грибов (например у Tilletia tritici — 10 биотипов, у T. levis — 7, у Ustilago avenae — 11, Ust. levis — 6, Ust. tritici — 7, и т. д.). Как и в других случаях, они характеризуются главным образом отношением к различным сортам разводимых растений и имеют нередко разное географическое распространение. Знание биотипов головневых, паразитирующих на важнейших зерновых культурах, имеет поэтому большое значение для фитопатологии и селекции (см. стр. 95).

---

[1] Впервые это удалось Брефельду, получившему в культуре головневые споры у Tilletia tritici (в 1883 г.). Затем в 1919 г. Флеров получил в культуре головневые споры у Ustilago hordei и прорастил их (чего не удалось Брефельду). Наконец, Sartoris (1924) у Ust. Heufleri проследил слияние ядер в развивающихся таким образом спорах и наблюдал копуляцию образовавшихся из них базидиоспор. Этим дано доказательство прохождения нормального цикла in vitro. В других случаях, где не прослежена цитология, такого полного доказательства нет. Boss (1927) у Ustilago Ischaemii показал, что споры в искусственной культуре залагаются одноядерными, как впрочем и в паразитных условиях. Таким образом, данная форма заканчивает свой цикл в гаплоидном состоянии (одинаково как in vivo, так и in vitro). Отсюда Boss делает заключение, что и вообще in vitro нормальные головневые споры не получаются. Такое заключение произвольно и противоречит данным Sartoris.

Биология других головневых. Со стороны характера паразитизма другие головневые могут быть подведены в общем под те три типа, которые были выше описаны для головни хлебных злаков. В небольшом числе случаев установлена передача инфекции через семена, как у Ustilago tritici. Экспериментально это установлено, например, у Urocystis violae на фиалке (Pope, 1925). То же, вероятно, имеется в некоторых случаях для Ustilago violacea (U. antherarum) на гвоздичных. Самое развитие головневых спор этого паразита в пыльниках весьма обеспечивает перенесение их насекомыми на рыльце цветов здоровых экземпляров, откуда может получиться заражение развивающихся в завязях семян. Что касается второго типа (Ustilago panici miliacei), наиболее распространенного на хлебных злаках, то для других головневых имеется мало экспериментальных данных, непосредственно устанавливающих заражение прорастающих семян в почве. Однако косвенных указаний на вероятность такого способа инфекции имеется очень много, так как очень многие головневые на различных растениях дают диффузное заражение всего растения. А это всего легче может быть объяснено как результат инфекции молодого проростка. Весьма нередко наблюдаются также явления, что на одном растении некоторые побеги оказываются зараженными, а другие здоровыми, могут быть объяснены в ряде случаев уходом от заражения отдельных побегов, что нередко наблюдается и у хлебных злаков.

В других случаях такой же результат может получиться от заражения отдельных почек уже развитого, бывшего ранее здоровым, растения. Такие заражения с положительным результатом были произведены в ряде случаев, например, для Ustilago violacea (U. antherarum) на Melandrium, для Ust. longissima на Glyceria. Из зараженных почек развивались диффузно пораженные побеги, тогда как другие почки того же растения развивали здоровые побеги. Наконец, известно довольно большое число головневых, которые дают местную инфекцию, подобно Ustilago zeae. К этому типу относятся многочисленные виды Entyloma, а также приспособленные к паразитизму на водных растениях Doassansia, Doassansiopsis и Tracya.

Ustillaginales встречаются на различных травянистых растениях из покрытосемянных и особенно распространены на злаках, осоковых и гречишных. Как было указано выше, большинство, повидимому, дает диффузное заражение. При этом спороношение гриба развивается обыкновенно в определенных органах растения, особенно часто в цветочных завязях. Примером таких, кроме головневых на хлебных и других злаках, могут служить виды Cintractia в завязях осоковых, некоторые Sphacelotheca в завязях Polygonaceae и др. У некоторых спороношение сосредоточено специально в пыльниках, таковы Ustilago violacea (U. antherarum) и некоторые другие виды этого рода — в пыльниках различных Caryophyllaceae. Причину такой связи с репродуктивными органами нужно, повидимому, видеть в том, что они наиболее обеспечены притоком питательных материалов, потребляемых грибом при спорообразовании, и находятся в эмбриональном состоянии и на взрослом растении. Однако у очень многих головневых спороношения развиваются в вегетативных органах: листьях, стеблях и даже корнях (последнее, например, у Schinzia — на корнях Cyperaceae и Juncaceae). Во многих случаях паразитизма на злаках таким местом спорообразования ~~является~~ нижняя часть междоузлий, долго остающаяся в эмбриональном состоянии (например у Urocystis occulta на ржи). У Ustilago Parlatorei на Rumex и у некоторых других спороношения развиваются вдоль листовых жилок, что, вероятно, также обеспечивает приток питательных веществ. Часто отмечаются гипертрофии таких мест будущих спороношений как в репродуктивной, так и в вегетативной областях. Особенно часто гипертрофируются завязи (Sphacelotheca hydropiperis на водной гречихе и некоторые другие виды в завязях Polygonaceae, виды Cintractia на осоковых и пр.). Ustilago violacea (U. antherarum) вызывает развитие тычинок там, где они в случае однополости цветов (например у Melandrium) нормально остаются зачаточными.

Примером гипертрофии вегетативных органов могут служить виды Schin-

zia, вызывающие образование клубнеобразных утолщений на корнях Cyperaceae и Juncaceae. Особенно интересный пример такого рода представляет Farysia emodensis (Ust. Treubii), вызывающая на стеблях китайской гречихи грибообразные галлы, в верхней расширенной части которых развивается споровая масса, пронизанная капиллицием из сохранившихся гиф гриба (рис. 281) [1]. Ustilago esculenta вызывает на стеблях Zizania latifolia крупные репообразные утолщения, которые столь богаты питательными материалами, что употребляются у себя на родине (в восточной Азии) в пищу как овощь.

Практическое значение головневых. Головневые имеют чрезвычайно большое практическое значение как вредители зерновых культур. Вред здесь очевиден, так как в большинстве случаев пораженное растение вместо зерен дает ни на что негодную массу спор; поэтому подсчет процента пораженных колосьев в поле обыкновенно принимается как процент убытка. Однако он может быть и больше этого, так как ушедшие от заражения и кажущиеся здоровыми растения отличаются большой чувствительностью к неблагоприятным температурным и другим воздействиям, а также более подвергаются нападению других паразитов (например пшеница, зараженная Ustilago tritici, более заражается Fusarium и Puccinia glumarum). Поэтому такие растения отчасти погибают совсем, а отчасти дают меньший против нормального урожай зерен.

Если считать только по проценту головневых колосьев, то и то недобор зерна от головни может достигать кое-где до 50% и выше. В настоящее время, благодаря широко проводимым мероприятиям по борьбе с головней (см. ниже), причиняемые ею убытки в СССР резко снизились: например, до 0,34% по яровой пшенице от твердой головни и до 1,12% от пыльной головни. По овсу они определялись в 1934 г. как 1,35% и по ячменю от твердой головни (Ust. hordei) — 0,4%. Значительные потери от головни отмечаются в западноевропейских странах и в Америке (в Германии в годы войны пораженность пшеницы твердой головней доходила в некоторых местах до 30%).

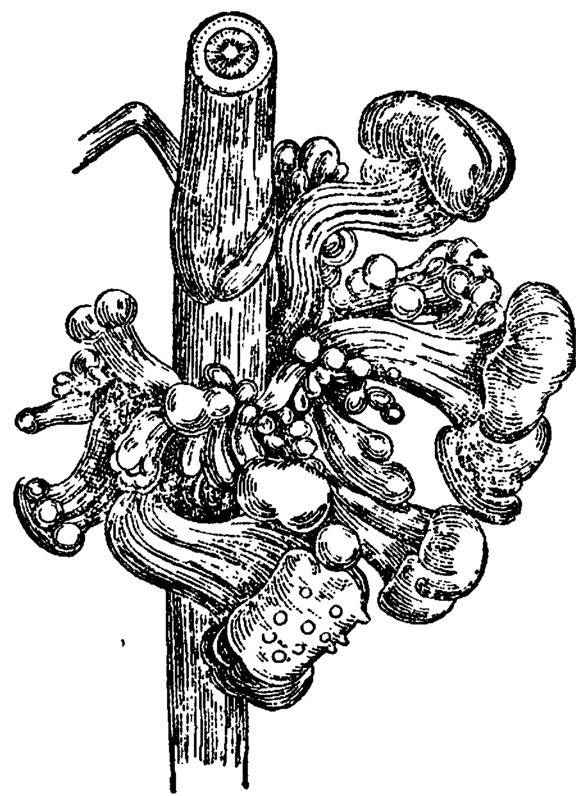


Рис. 281. Галлы на стебле китайской гречихи, вызванные Farysia emodensis (естественная величина).

Борьба с головневыми. При большом значении головневых вместе с тем очень проста и эффективна борьба с ними. Так как большинство их принадлежит к нашему второму типу заражения, где заразное начало вносится в почву в виде спор вместе с посевным материалом, то задача борьбы сводится к обеззараживанию его. Это достигается так называемым протравливанием — обработкой посевного материала какими-нибудь веществами, которые убивали бы споры головни, не убивая вместе с тем зерен. Такими средствами являются: раствор формалина ($^1/_{300}$ продажного крепостью в 40%), 1% раствор медного купороса и др. То же достигается так называемым сухим протравливанием: опыливанием зерен мелко измельченными медными, мышьяковистыми и др. препаратами [2]. Для Ust. tritici и Ust. nuda, мицелий которых находится внутри зерна в его зародыше, поверхностное протравливание не имеет значения. Однако можно убить этот внутренний мицелий, не убивая самого зерна, путем температурного воздействия.

Обычно для этого применяется мокрое прогревание: зерна, набухшие слегка в воде при температуре 25—30° в течение 4—5 часов, погружаются затем на 10—15 минут в воду с температурой в 52—54°. Той же цели можно

[1] Раньше считали, что этот капиллиций образован клетками хозяина и видели в этом крайний пример взаимного приспособления. Позднее Э. Фишер (1920) показал его грибное происхождение.

[2] Протравливание посевного зерна как мера борьбы с головней приобретает у нас все большее значение. В 1923 г. протравлено 57 тыс. *т* посевного материала, в 1927 г. 367 тыс. *т*, а в 1934 г. — 4490 тыс. *т*.

достигнуть и сухим прогреванием зерна при температуре в 60° в течение 24 часов [1].

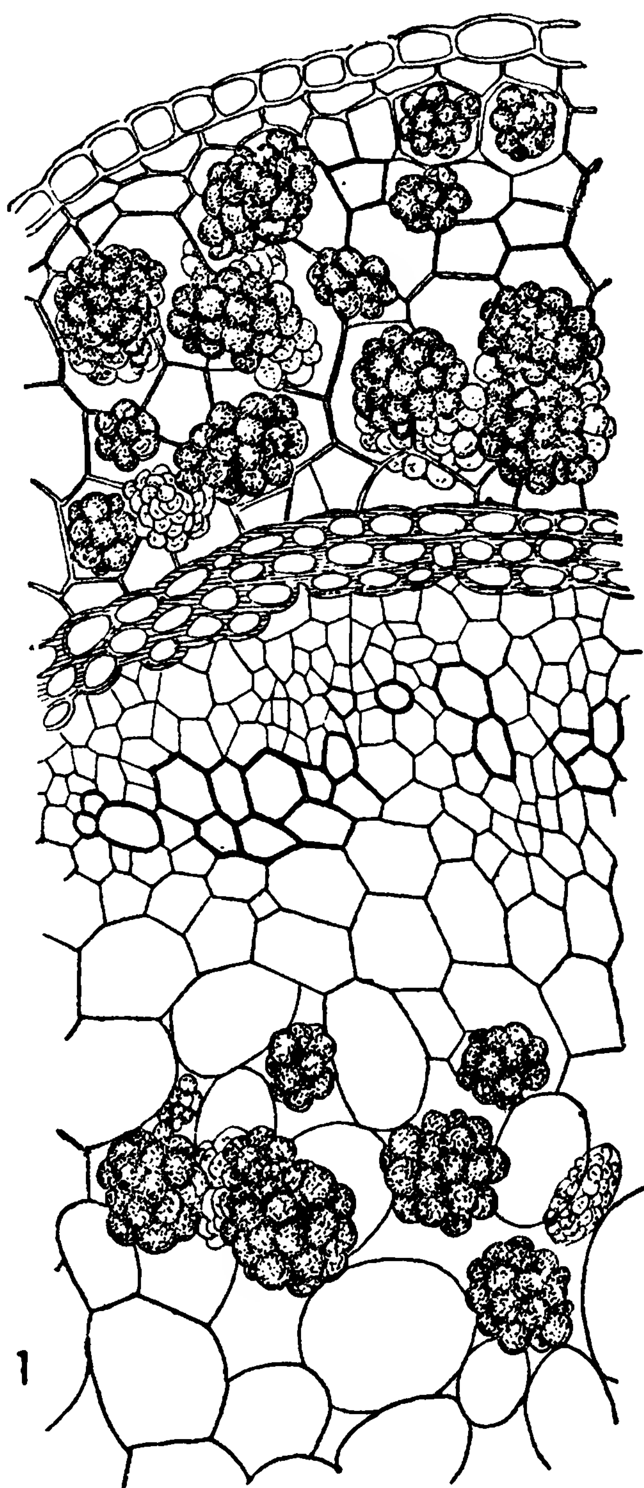
Что касается, наконец, третьего типа — Ust. zeae, то здесь заразное начало находится в почве, где может сохраняться несколько лет, и растение заражается в любом возрасте. Меры борьбы здесь только профилактические: удалять до их раскрытия спороносные опухоли; избегать навоза из подстилки с содержанием головни; плодосмен и т. д.

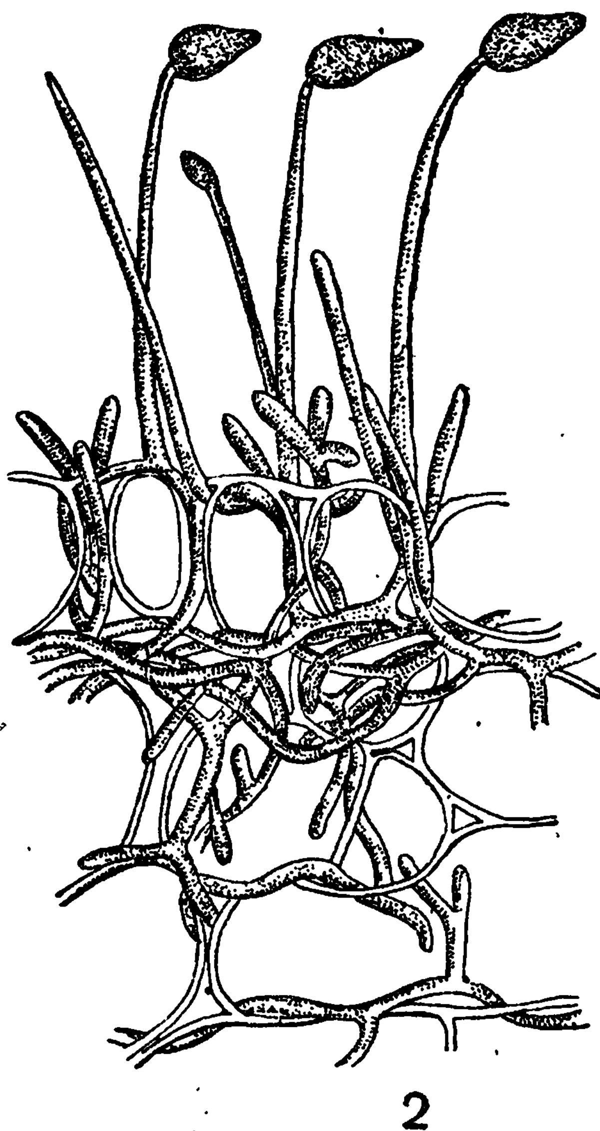
Важнейшие и распространеннейшие у нас виды головневых на хлебных злаках.

На овсе: Ustilago avenae (пыльная головня) и Ust. levis (твердая головня). Обе принадлежат ко второму типу заражения.

На пшенице: Tilletia tritici и T. levis, или foetens (твердая, или вонючая, головня), Ust. tritici (пыльная головня). Оба вида Tilletia принадлежат ко второму типу заражения, а Ust. tritici — к первому.

На ячмене: Ust. nuda (пыльная головня) и Ust. hordei (твердая головня). Первая очень близка к Ust. tritici и заражает большей частью по первому типу, а некоторые расы ее — по второму. Ust. hordei заражает всегда по второму типу.





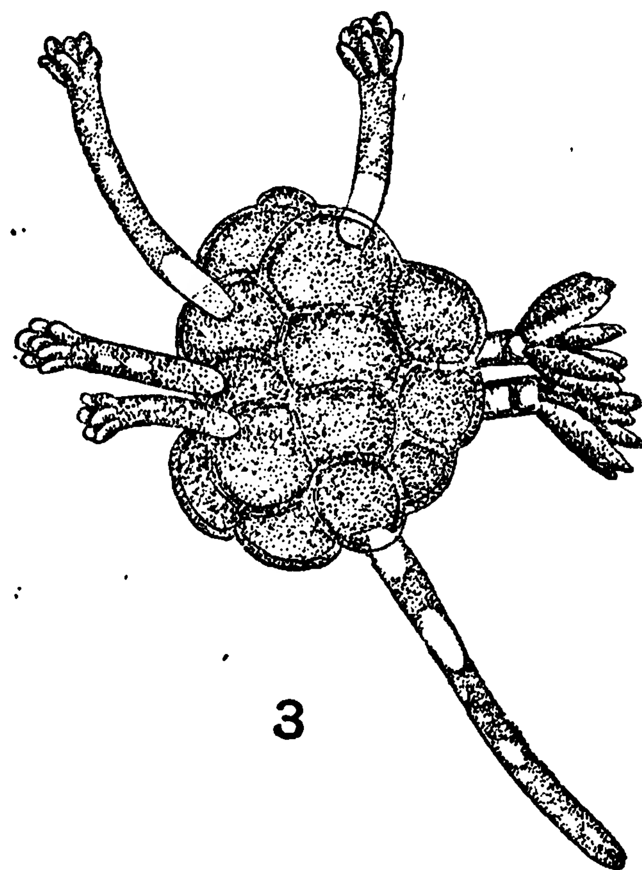


Рис. 282. Tuburcinia trientalis: *1* — разрез через пораженный стебель Trientalis с кучками головневых спор; *2* — конидиальное спороношение на листе; *3* — прорастание спорокучки.

На ржи: Urocystis occulta (стеблевая головня). Спороношения развивает в нижних частях верхнего междоузлия. Колос остается нетронутым, но зерна в нем большей частью не вызревают. Заражает по второму типу. Редко на ржи встречается пыльная головня (в колосьях), названная Ust. Vavilovi. Она близка к Ust. tritici и, может быть, представляет только расу этого вида.

На просе: Ust. panici miliacei (колбовидная головня). Заражает по второму типу.

На кукурузе: Ust. zeae (пузырчатая головня) и Ust. reiliana (пыльная головня). Первая принадлежит к третьему типу заражения, а вторая — ко второму. Спороношения у последней образуются только в мужских и женских соцветиях и не затрагивают, как у первой, вегетативных органов растения.

Кроме указанных, у нас в средней полосе известное значение имеют виды

[1] Сходное значение может иметь овинная сушка перед молотьбой.

Ustilago, паразитирующие на кормовых злаках. Из них специально следует указать Ust. longissima всего чаще на маннике (Glyceria aquatica, Gl. fluitans), но также и на некоторых других видах злаков. Споры у этой головни развиваются в сочной паренхиме листьев, где образуют длинные продольные полости (отсюда и видовое название: longissima — очень длинная). Пораженные этой головней растения оказываются ядовитыми для скота и нередко вызывают гибель коров, охотно поедающих сочные листья манника при пастьбе около болот и водоемов, где он распространен. При высушивании (в сене) ядовитые свойства зараженного растения теряются.

Из других видов на культурных растениях большое значение имеет головня лука (Urocystis cepulae). Заражаются молодые сеянцы лука. Мицелий сохраняется в луковицах, и споры образуются в зеленых листьях и луковичных чешуях.

Систематика Ustilaginales. Систематически Ustilaginales делятся на два семейства.

1) Ustilaginaceae: базидии разделены поперечными перегородками (фрагмобазидии);

2) Tilletiaceae: базидии одноклетные.

К сем. Ustilaginaceae относятся следующие главнейшие роды: 1) Ustilago (более 300 видов); на злаках и многих других однодольных и двудольных; 2) Cintractia (около 40 видов) на Cyperaceae и Juncaceae; 3) Sphacelotheca (около 30 видов) на Polygonaceae и Geraniaceae; 4) Tolyposporium (около 15 видов) на Gramineae и Juncaceae. Этот последний род отличается от предыдущих тем, что образует не отдельные споры, а спорокучки.

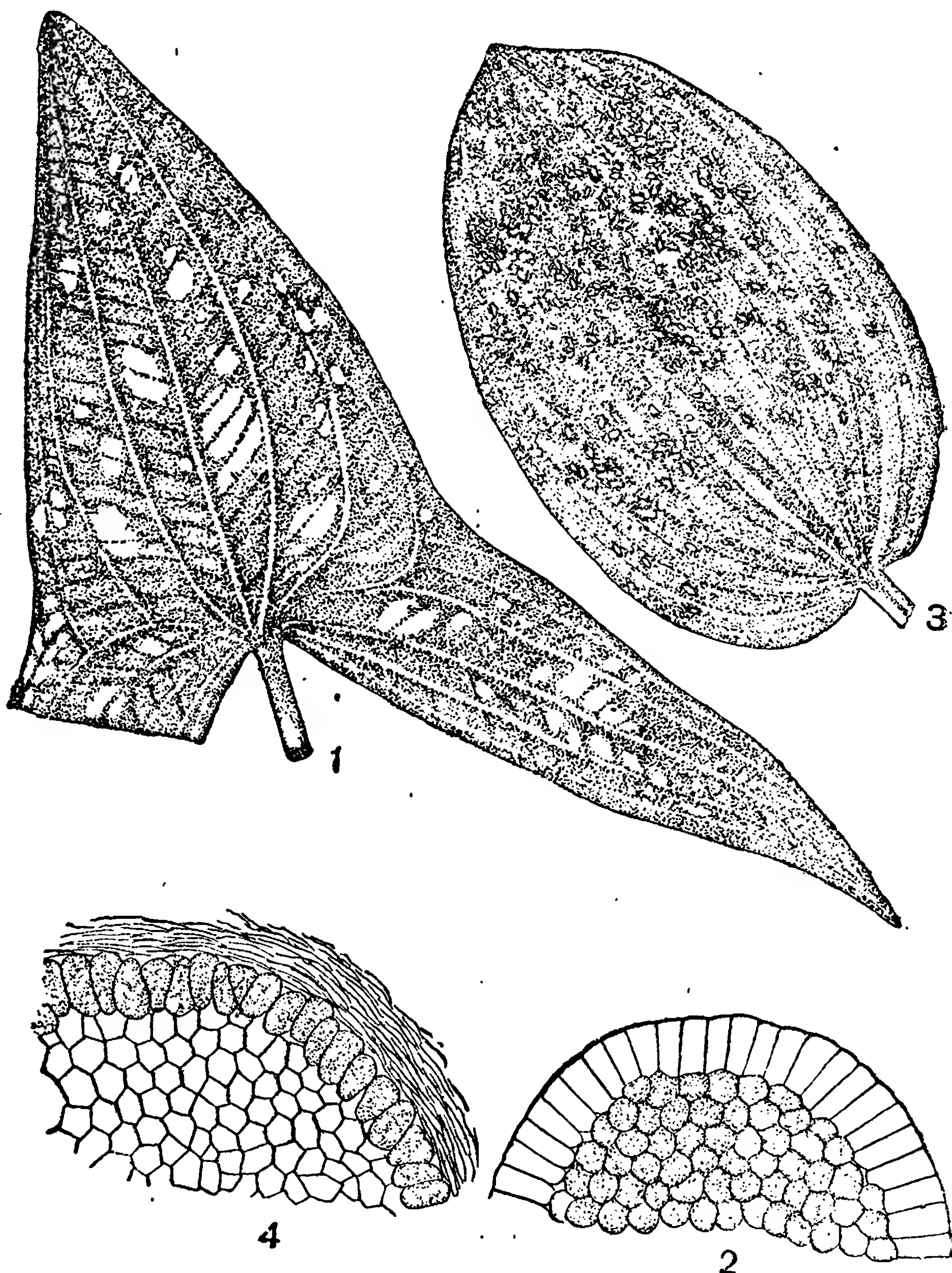


Рис. 283. *1* — Лист Sagittaria, пораженный Doassansia, *2* — часть спорокучки Doassansia; *3* — лист Potamogeton natans, пораженный Doassansiopsis, *4* — часть спорокучки Doassansiopsis.

К сем. Tilletiaceae относятся следующие главнейшие роды: 1) Tilletia (около 40 видов), главным образом на злаках. 2) Entyloma (около 100 видов), на Compositae, Ranunculaceae, Umbelliferae и Gramineae. Большинство дает местное заражение на листьях, образуя здесь пятна. Головневые споры светло окрашенные, прорастающие еще в ткани растения. Базидия высовывается на поверхность и развивает на конце вытянутые базидиоспоры, тут же копулирующие попарно. Некоторые виды образуют на паразитном мицелии еще конидии. Entyloma ranunculi — на листьях лютиков. 3) Urocystis (около 60 видов) главным образом на злаках и лютиковых. Характеризуется спорокучками из плодущих и пустых бесплодных клеток. Urocystis occulta, U. anemones и другие. 4) Tuburcinia (3—4 вида). Спорокучки. Конидиальные спороношения на паразитирующем мицелии (рис. 282, 2). Tuburcinia trientalis на листьях Trientalis. 5) Doassansia (около 20 видов) главным образом на Alismaceae; дают, повидимому, местные заражения в виде пятен на листьях. Спорокучки крупные. Наружный слой их из пустых бесплодных клеток, а внутренние клетки плодущие (рис. 283, *1*, *2*). 6) Doassansiopsis (около 5 видов) на Potamogeton и др. Схо-

ден с предыдущим, но отличается тем, что в спорокучке наружные клетки плодущие, а внутренние стерильные (283, *3*, *4*). 7) Tracya. Спорокучки, как у Doassansiopsis, состоят из наружного слоя плодущих клеток, а внутренняя часть их состоит из рыхлого сплетения тонких гиф, с воздушными полостями между ними. Tracya hydrocharidis — на листьях Hydrocharis morsus ranae (лягушечник). Три последние рода паразитируют на водных и болотных растениях, где вызывают местное заражение. Спорокучки их, благодаря содержанию воздухоносных пустых клеток или полостей между гифами (у Tracya) обладают пловучестью. Освобождаясь при сгнивании пораженных органов растения на дне водоема, они всплывают на поверхность воды и там прорастают. Пловучестью обладают также и базидиоспоры. Они заражают молодые листья, распускающиеся на поверхности воды из всплывающих весной зимующих почек.

Филогенез головневых

Филогенетически головневые выводятся из Auriculariales как специализированная паразитическая ветвь. В связи с паразитизмом у них наблюдается известная редукция, в частности, утрата плодовых тел, имеющихся у Auriculariales. Базидия головневых по своему развитию представляет типичную эпибазидию, развивающуюся как вырост гипобазидии (головневой споры). В семействе Ustilaginaceae она сохранила поперечные перегородки, свойственные такой же эпибазидии Auriculariales, а в семействе Tilletiaceae эти перегородки, может быть, вторично утрачены.

ЛИТЕРАТУРА

Arland, 1924. Der Hafer-Flugbrand. Bot. Arch. B. 7.

Bauch R., 1923. Ueber Ustilago longissima. Zschr. Bot., Bd. 15.

Bauch, 1925. Untersuch. über Ustilago bromivora und Ust. grandis. Zschr. Bot., Bd. 17.

Bauch, 1927. Rassenunterschiede und sekundäre Geschlechtsmerkmale beim Antherenbrand. Biol. Zbl., Bd. 47.

Bauch, 1930. Ueber die multipoläre Sexualität von Ustilago longissima. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 70.

Борггардт, 1932. Основы построения системы мероприятий по ликвидации головни. Тр. по защите раст., Сер. II, вып. 2.

Boss G., 1927. Beitr. z. Zytologie der Ustilagineen. Planta, B. 3.

Brefeld, 1883—1895. Brandpilze, I, II, III. Untersuch. aus dem Gesamtgebiet der Mycologie, Bd. 5, 11, 12.

Christensen, 1931. Studies on the genetics of Ustilago zeae. Phytopath. Zschr., Bd. 2.

Clinton, 1906. Ustilaginales. North Amer. Flora, v. 7.

Страхов и Спангенберг, 1923. К вопросу о влиянии полеводственных факторов на поражаемость хлебных злаков головней. С.-х. опытное дело.

Dangeard, 1892. Recherches sur la réproduction sexuelle des Champignons. Le Botaniste, v. 3.

Dietel P. 1928. Ustilaginales. Engl-Prantl, Natürl. Pflanzen-fam., B. 6.

Фиалковская, 1934. Вопросы оздоровления пшеницы от пыльной головни. Укрсельхозгиз.

Fischer E. 1920. Zur Kenntnis von Graphiola und Farysia. Ann. mycol., v. 18.

Флеров Б. К., 1919. Образование хламидоспор и азотистое питание Ustilago hordei. Журнал Русского биологического общества, т. 4.

Flor, 1932. Heterothallism and hybridisation in Tilletia tritici and Til. laevis., Journ. Agr. Res., v. 44.

Goldschmidt, 1928. Verehrbungsversuche mit biologischen Arten des Antherenbrandes. Zschr. Bot., Bd. 21.

Haaring, 1930. Eine Infektionsmethode für Haferbrand... Bot. Arch., Bd. 29.

Hanna and Popp, 1931. Relationship of the Oat-smuts. Phytopath., v. 21.

Hanna, 1929. Studies in the Physiology and Cytology of Ust. zeae. Phytopath., v. 19.

Ходаковский, 1935. Борьба с пыльной головней пшеницы и ячменя. Крымский институт защиты раст. Симферополь.

Huttig, 1933. Ueber physicalische und chemische Beeinflussung des Zeitpunktes der Chromosomenreduktion bei Brandpilzen. Zschr. Bot., Bd. 26.

Janchen, 1923. Stellung der Uredineen u. Ustilagineen in System. Oest. bot. Zschr., B. 72.

Kharabush, 1927. Contributions a l'étude sexuel chez les Ustilaginées. Ann. Sci. Nat., v. 10.

Kharabush, 1928. Recherches histologiques sur les Ustilaginées. Rev. Path. végétales, v. 15.

Клюшникова Е. С., 1928. Распределение мицелия Ust. tritici и анатомические изменения, вызываемые им в строении растения-хозяина. Бол. раст., т. 17.
Kniep, 1919. Untersuch. ü. d. Antherenbrand. Zschr. Bot., Bd. 11.
Kniep, 1926. Ueber Artkreuzungen bei Brandpilzen. Zschr. Pilzkunde, Bd. 5.
Kömmerling, 1929. Ueber Geschlechtsverteilung und Bastardierung von Ust. longissima und ihrer Varietät macrospora. Zschr. Bot., Bd. 22.
Kurssanow A. L., 1928. De l'influence de l'Ustilago tritici sur les fonctions physiologiques du foment. Rev. gén. de botanique, v. 40.
Lang, 1917. Ueber die Beeinflussung der Wirtspflanze durch Tilletia tritici. Zschr. Pflanzenkrankh., Bd. 27.
Liro J. J., 1923. Die Ustilagineen Finlands.
Лобик, 1934. Головня хлебных злаков в Терском округе. Пятигорск.
Муравъев, 1928. Зависимость эпифитотий вонючей головни от метеорологических факторов. Сборник Семенов. управл. Сахаротреста, 3/II.
Новопокровский и Сказкин, 1925. Влияние температуры на прорастание хламидоспор головни хлебных злаков. Тр. с.-х. опытн. учр. Дона и Сев. Кавказа.
Pope, 1925. Beitrag zur Frage der Uebertragbarkeit des Veilchenbrandes durch die Samen. Zbl. f. Bakt., Bd. 65.
Rawitscher, 1912. Beiträge z. Kenntnis der Ustilagineen, I. Zschr. Bot., Bd. 4.
Rawitscher, 1914. Zur Sexualität der Brandpilze. Ber. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 32.
Rawitscher, 1922. Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. Zschr. Bot., Bd. 14.
Rodenhiser, 1928. Physiologic specialisation in some cereal smuts. Phytopath., v. 15.
Rodenhiser, 1932. Heterothallism and hybridisation in Sphacelotheca sorgi and Sph. cruenta. Journ. Agr. Res., v. 45
Sartoris G., 1924. Studies in the life-history and Physiology of cereal Smuts. Amer. Journ. Bot., v. II.
Schellenberg, 1911. Die Brandpilze der Schweiz.
Seifert, 1927. Ueber Schnallenbildung im Paarkernmycel der Brandpilze. Zschr. Bot., B. 19.
Сигрианский А. М., 1931. Головня с.-х. растений.
Stakman, Levine, Christensen und Isenbeck, 1935. Die Bestimmung der physiologischen Rassen pflanzenpathogener Pilze. Nova acta Leopoldina, Bd. 3, № 13.
Tisdal and Griffiths, 1927. Variants in Ustilago nuda. Journ. Agr. Res., v. 34.
Wilson M., 1915. The life-history and Cytology of Tuburcinia primulicola. Report. Brit. Assoc.
Woolman, 1930. Infection Phenomena and host reactions caused by Tilletia tritici, Phytopath., v. 20.

8. ПОРЯДОК UREDINALES. РЖАВЧИННЫЕ

В порядке Uredinales, или ржавчинных грибов, насчитывается более 4000 видов, из которых около 1800 приходится на один род Puccinia. Все они — облигатные паразиты на семенных растениях или папоротниках, где поражают листья и молодые стебли. Реже наблюдается поражение старых древесных стеблей (например у Cronartium и Gymnosporangium на голосеменных). От головневых ржавчинные отличаются особено тем, что как гаплоидный, так и диплоидный мицелий их живут паразитно, притом нередко на разных растениях (разнохозяйственность). Как тот, так и другой развивают различные спороношения, с большой правильностью следующие друг за другом и служащие для быстрого размножения гриба в течение вегетационного периода. Цикл развития заканчивается образованием спор (телейтоспор), соответствующих головневым спорам в том отношении, что в них также происходит кариогамия, и обыкновенно после периода покоя из них развивается четырехклетная фрагмобазидия.

Мицелий Uredinales эндофитный, межклетный, с гаусториями, внедряющимися в полость самих клеток хозяина. Гаплоидный и диплоидный мицелий очень четко отличаются цитологически, так как здесь с правильностью, большей, чем в какой-нибудь другой группе грибов, выдерживается одноядерность клеток первого и двуядерность второго, и лишь изредка наблюдается вторичная многоядерность (чаще в диплоидном мицелии (рис. 284, *1* и *2*). В клетках обычно содержатся капли масла, окрашенные в оранжевый цвет липохромом [1].

[1] Еще в большем количестве такие окрашенные капли содержатся в спорах. Поэтому Uredinales имеют оранжевую или ржавую окраску, что и послужило основанием для их названия: «ржавчинные грибы».

Мицелий ржавчинных грибов большей частью местный, распространяющийся от места инфекции на листе или травянистом стебле на немного сантиметров и даже миллиметров; реже встречается диффузный мицелий. Первый обыкновенно недолговечен, тогда как второй часто оказывается многолетним, сохраняясь из года в год в корневищах пораженных растений. Развивающиеся из них ежегодно побеги оказываются пронизанными во всех органах гифами гриба и имеют обыкновенно иной внешний вид и иное анатомическое строение по сравнению с нормальным (опухоли, «ведьмины» метлы и т. д.). Наоборот, местный мицелий имеет только ограниченное действие на пораженные им ткани, хотя и вызывает иногда некоторые ненормальности их строения в виде местных гипертрофий. Диффузный и зимующий (стр. 90) мицелии в общем более распространены в гаплоидной фазе развития гриба (например диффузный мицелий многочисленных видов Uromyces на Euphorbia, зимующий мицелий всех видов Cronartium на сосне и др.), но встречается также и в диплоидной фазе (например диффузный мицелий Chrysomyxa на Pirola или зимующий мицелий видов Gymnosporangium на можжевельнике).

По своему происхождению местный мицелий представляет результат заражения спорой более или менее взрослого органа (чаще всего листа). Что же

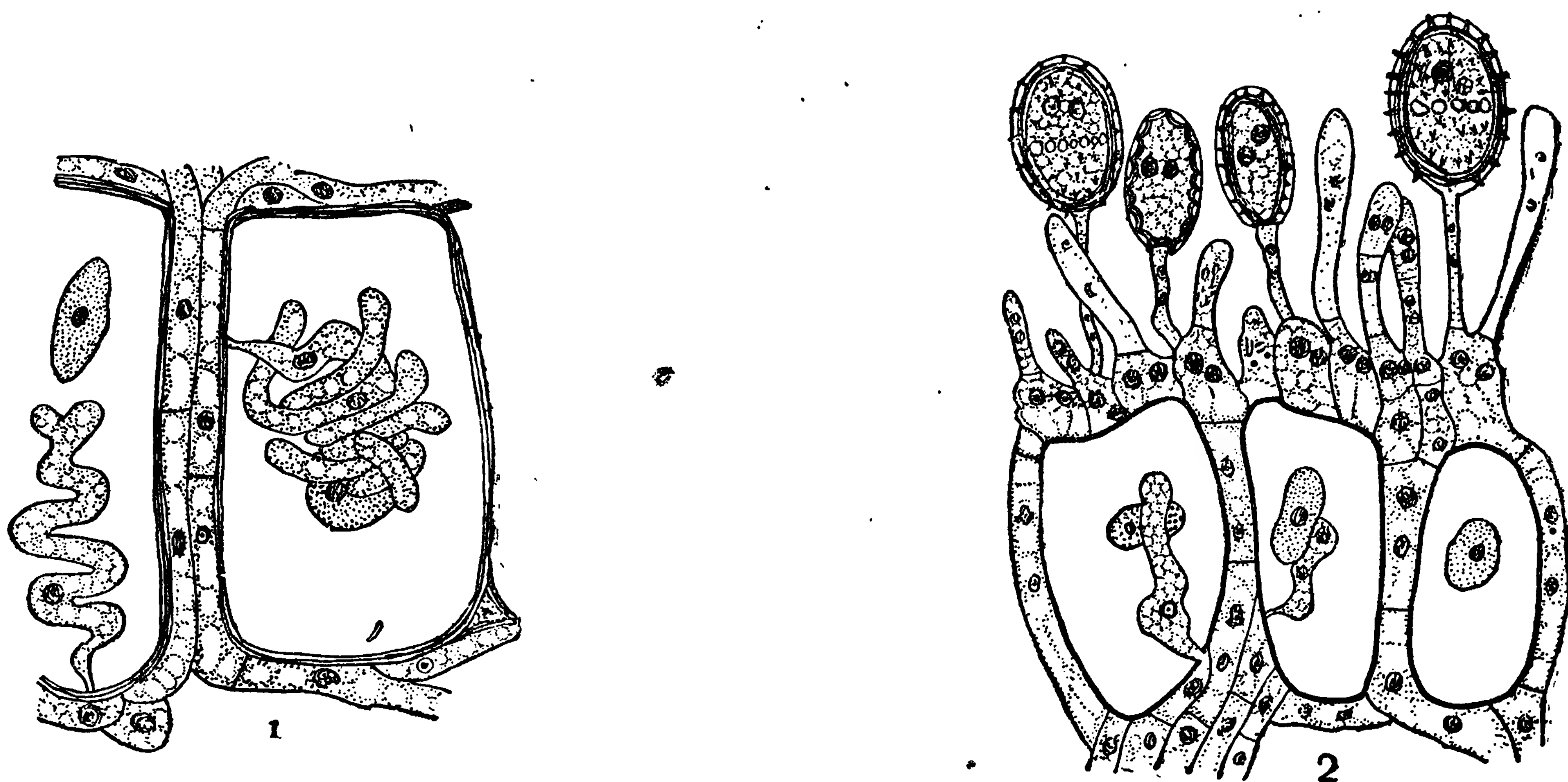


Рис. 284. *1* — Puccinia violae, гаплоидный мицелий с гаусториями, клетки одноядерные; *2* — Puccinia graminis, диплоидный мицелий, на нем уредоспоры и гаустории, клетки двуядерные.

касается диффузного мицелия, то его происхождение выяснено мало. Можно думать, что чаще всего он представляет результат заражения почки молодого побега и проникает из нее с одной стороны — в ткани развивающегося побега, а с другой — в корневище, где и сохраняется из года в год.

Спороношения Uredinales разделяются на следующие категории. На гаплоидном мицелии развиваются пикниды, иначе спермогонии, и эцидии. Споры этих последних (эцидиоспоры) прорастают в диплоидный мицелий. На нем в свою очередь развиваются уредоспороношения, большей частью повторяющиеся несколько раз в течение лета, и, наконец, телейтоспороношения. При прорастании телейтоспор образуются фрагмобазидии, а на них базидиоспоры, дающие начало гаплоидному мицелию. Таким образом, здесь последовательно развивается пять сортов спороношений и спор, которые часто для краткости обозначают цифрами: *0* — пикниды и пикноспоры; I — эцидии и эцидиоспоры, II — уредо- и уредоспоры; III — телейто- и телейтоспоры; IV — базидии и базидиоспоры.

Виды, имеющие все указанные спороношения, называются полными; они в свою очередь могут быть однохозяйственными и разнохозяйственными. Последние развивают гаплоидный и диплоидный мицелии и соответственные им

спороношения обязательно на разных питающих растениях. Однохозяйственные обозначаются кратко приставкой Auto- перед родовым наименованием, а разнохозяйственные такой же приставкой Hetero-. В противоположность полным видам известны неполные, которые имеют только часть возможных вообще у ржавчинных грибов спороношений. Полные и неполные виды чаще всего также кратко обозначаются соответственными приставками. Таким образом, получаются следующие краткие обозначения для известных циклов развития у Uredinales.

П о л н ы е:

1. Eu-; спороношения: 0, I, II, II..., III, IV. В свою очередь могут быть однохозяйственными (Auto-) и разнохозяйственными (Hetero-). Например (Auto-Eu-) Puccinia helianthi или (Hetero-Eu-) Puccinia graminis.

Н е п о л н ы е:

2. Brachy-; спороношения: 0, II, II..., III, IV. Известны только однохозяйственные. Например (Brachy-) Triphragmium ulmariae.

3. Hemi-; спороношения II, II..., III, IV. Все однохозяйственные, но по существу, вероятно, большинство их является диплоидной фазой развития разнохозяйственных полных видов (Hetero-Eu-), гаплоидная фаза которых еще не выяснена. Например (Hemi-) Puccinia glumarum.

4. Opsis (приставка не в начале, а в конце родового названия); спороношения: 0, I, III, IV. Известны однохозяйственные и разнохозяйственные виды. Примером первых может быть Gymnoconia interstitialis (Auto-opsis), вторых — виды Gymnosporangium (Hetero-opsis).

5. Micro-; спороношения: 0, III, IV (пикниды у одних видов есть, у других отсутствуют). Телейтоспоры прорастают после зимовки, поэтому за вегетационный период развивается только одна генерация гриба. Например (Micro-) Puccinia fusca.

6. Lepto-, те же спороношения, как и у Micro-, но телейтоспоры прорастают сейчас же после образования, поэтому за вегетационный период может быть несколько генераций гриба. Например (Lepto-) Puccinia malvacearum.

К этим типам, установленным больше 50 лет назад Шрётером, можно прибавить еще два:

7. Endo-; имеется только эцидиальное спороношение, но в нем развиваются споры, прорастающие, как телейтоспоры базидиями (таким образом, формально спороношения: 0, I, IV). Такой тип был известен раньше только для рода Endophyllum (выделенного как раз на основании этого признака), но в настоящее время обнаружен и у некоторых других, например у Kunkelia nitens.

8. Тип с повторными эцидиями; встречается только среди однохозяйственных — opsis; таким образом спороношения: 0, I, I..., III, IV. Например Uromyces scrophulariae.

Наконец, известны ржавчинники, у которых мы знаем или только 0 и I, или только II. По существу это в главной массе просто недостаточно изученные еще формы, которые формально можно было бы отнести к Fungi imperfecti, но которые тем не менее ясно обнаруживают свою принадлежность к ржавчинникам. Формы только с пикнидами и эцидиями представляют гаплоидную генерацию разнохозяйственных видов, полный цикл которых еще не установлен. Что же касается изолированных уредоспороношений, то таковые распространены главным образом в тропиках, и возможно, что некоторые из них действительно вполне утеряли другие спороношения.

Основные черты спороношений и развития Uredinales. Подробно изученные во многих случаях строение и развитие разных спороношений Uredinales позволяет установить здесь следующие основные черты.

1. П и к н и д ы и л и с п е р м о г о н и и. Разделяются на два основных типа: кувшиновидный и плоский. Первые соответствуют нормальному типу пикнид. Они залагаются под эпидермисом в виде более или менее округлого сплетения гиф одноядерного мицелия. В более развитом состоянии в них различаются спороносные гифы в виде прямых коротких нитей, идущих снизу и с боков к центру, где имеется полость (рис. 285,*1*). На концах своих они отчле-

няют пикноспоры или спермации в виде очень маленьких тонкостенных клеток округлых очертаний, каждая с одним сравнительно очень крупным клеточным ядром. После отпадения одной пикноспоры на той же гифе может образоваться вторая и т. д. По мере созревания пикнида продвигается кверху, и, наконец, эпидермис над ней прорывается маленьким отверстием. Через него высовываются в виде хохолка так называемые перифизы, соответствующие по происхождению спороносным гифам, но лежащие выше их и заворачивающиеся не внутрь — к центру, а кверху. В других случаях таких перифиз не образуется. Пикноспоры, скопившиеся в центре пикниды, выходят наружу погруженные в слизистую жидкость. В это время спороношения часто выделяют резкий запах, привлекающий насекомых, которые и могут разносить прилипающие к их лапкам споры (о значении их см. ниже стр. 373).

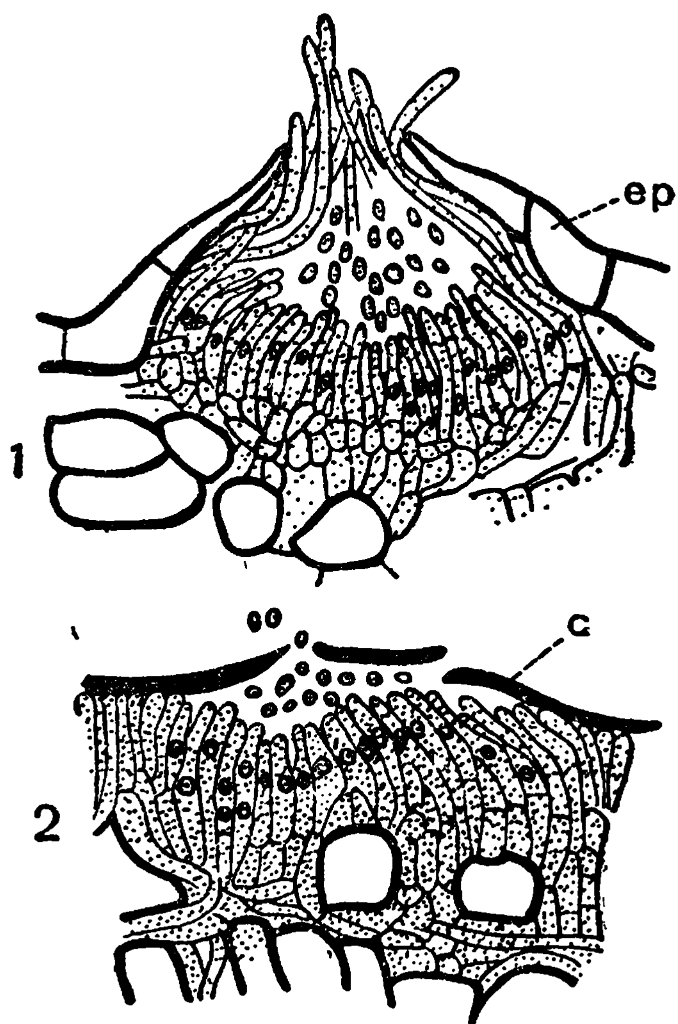
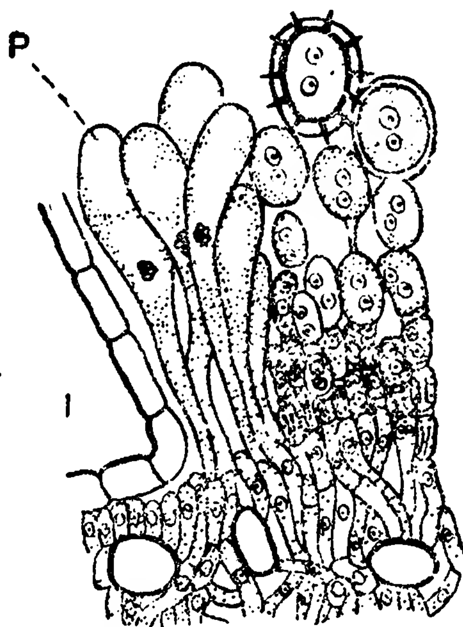


Рис. 285. *1* — спермогоний у Gymnosporangium, кувшиновидный тип; *2* — спермогоний у Phragmidium, плоский тип, *ep* — клетки эпидермиса, *c* — кутикула.

Плоские пикниды более соответствуют ложу конидиеносцев. Они залагаются в виде плоского сплетения, неопределенно нарастающего своими краями между клетками эпидермиса или выше их, непосредственно под кутикулой. На поверхности сплетения параллельным слоем развиваются спороносные гифы, отчленяющие такие же пикноспоры или спермации. Через разрывы кутикулы они выходят наружу также погруженные в слизистую массу (рис. 285,*2*). Между указанными крайними типами строения пикнид наблюдаются иногда известные переходы. В наиболее чистом виде кувшиновидный тип представлен в родах Puccinia, Uromyces, отчасти у Gymnosporangium, а плоский в роде Phragmidium и некоторых других.

2. Э ц и д и а л ь н ы е с п о р о н о ш е н и я позволяют также различать два основных типа: Aecidium и Caeoma с некоторыми переходами между ними. Aecidium, или собственно эцидий, характеризуется шаровидной формой и особенно тем, что образующаяся в нем масса спор окружена особой оболочкой из одного слоя клеток с сильно утолщенными стенками, называемой п е р и д и е м (рис. 286, *2*). Наоборот, Caeoma представляет плоское, неопределенно нарастающее краями спороношение, и перидия около спор здесь не образуется (рис. 286, *1*). И то, и другое спороношения залагаются в виде субэпидермального сплетения одноядерных гиф — шаровидной формы в случае Aecidium и плоской у Caeoma. При развитии Aecidium первоначально однородное сплетение дифференцируется затем на две половины: обращенную к эпидермису — морфологически верхнюю, и обращенную в глубину ткани — нижнюю. Первая образует так называемую стерильную псевдопаренхиму, причем клетки слагающих ее гиф шаровидно вздуваются и теряют свое живое содержимое. Вторая сохраняет первоначальный характер сплетения и протоплазму с ядрами в своих клетках.



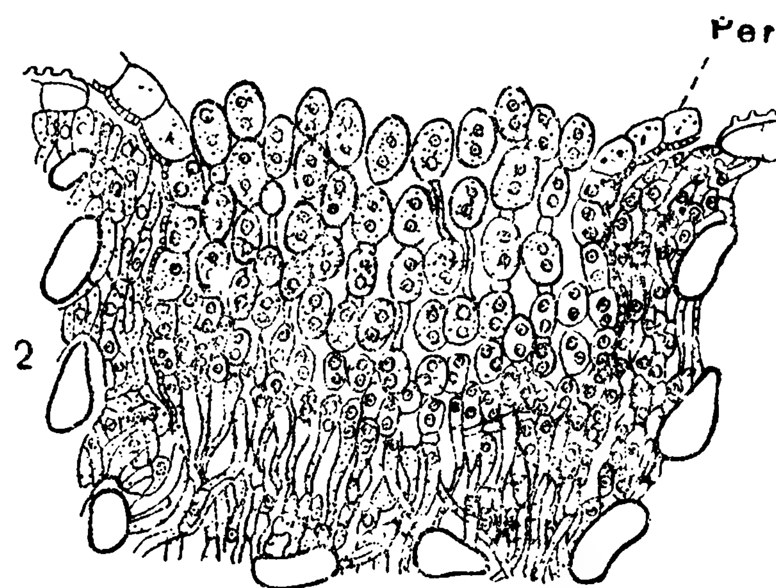


Рис. 286. Эцидиальные спороношения: *1*—Phragmidium—тип Caeoma (край разреза); *2*—Uromyces—тип Aecidium (диаметральный разрез), *P* — парафизы, *Per* — перидий.

Обе эти половины генетически связаны друг с другом, т. е. стериальная ткань образована продолжением тех же гиф, из которых слагается и плодущая (рис. 287, *1*). У Caeoma наблюдается аналогичная диференцировка, только здесь стерильная ткань представлена обыковенно 1—2 слоями клеток, отделяемых верхними клетками плодущей части. На границе между стерильной и плодущей частью как в Aecidium, так и в Caeoma, залагаются так называемые базальные клетки, отчленяющие затем эцидиоспоры. Они имеют вытянутую цилиндрическую форму, располагаясь тесным палисадным слоем, и в них обыкновенно происходит переход от одноядерного гаплоидного состояния к двуядерному диплоидному. Это осуществляется или путем попарного слияния одноядерных первоначально палисадных клеток (так называемое кристменовское слияние, по имени автора, установившего впервые этот процесс в 1905 г.) (рис. 288, *1*, *2*, *3*), или путем перехода в палисадную клетку ядра из нижележащей через образующееся узкое отверстие (так называемое блекменовское переползание, установленное этим автором впервые в 1904 г.). Получившиеся двуядерные базальные клетки отделяют на своем верхнем свободном конце в базипетальном направлении цепочки материнских клеток эцидиоспор (рис. 288, *4*, *5*,). Каждая из них затем делится на две: верхнюю, т. е. обращенную к концу цепочки, более крупную — собственно эцидиоспору, и нижнюю, более мелкую, промежуточную клетку, впоследствии обыкновенно расплывающуюся (рис. 288, *5*). В Aecidium цепочки эцидиоспор развиваются более или менее одновременно тесной группой и, нарастая своими основаниями, вследствие продолжающейся деятельности базальных клеток, врастают в стерильную ткань, сминая и разрушая ее. Самые краевые базальные клетки, окружающие кольцом остальные, дают начало перидию. При этом образуются такие же вертикальные ряды клеток; но они сильно утолщают свои стенки и плотно срастаются с такими же соседними рядами в сплошной слой (рис. 287, *2*). В них также образуются и промежуточные клетки, которые, однако, здесь оттесняются кнаружи и не нарушают поэтому связи между самыми клетками перидия, соответствующими по происхождению эцидиоспорам (рис. 289). Одновременно и даже раньше образования боковых стенок перидия верхние эцидиоспоры срединных цепочек разрастаются, утолщают свои стенки и, спаиваясь боками, образуют куполообразную крышу перидия, без резкой границы переходящую в боковые стенки его (рис. 287, *2*). При дальнейшем базальном росте цепочек эцидиоспор и прикрывающего их колоколообразного перидия вся верхняя часть сплетения разрушается, а затем разрывается над ним и эпидермис. Высовываясь на поверхность, перидий разрывается на вершине радиальными трещинами, боковые лопасти отгибаются кнаружи, и эцидиоспоры начинают выпадать, отбрасываясь при этом с известной силой.

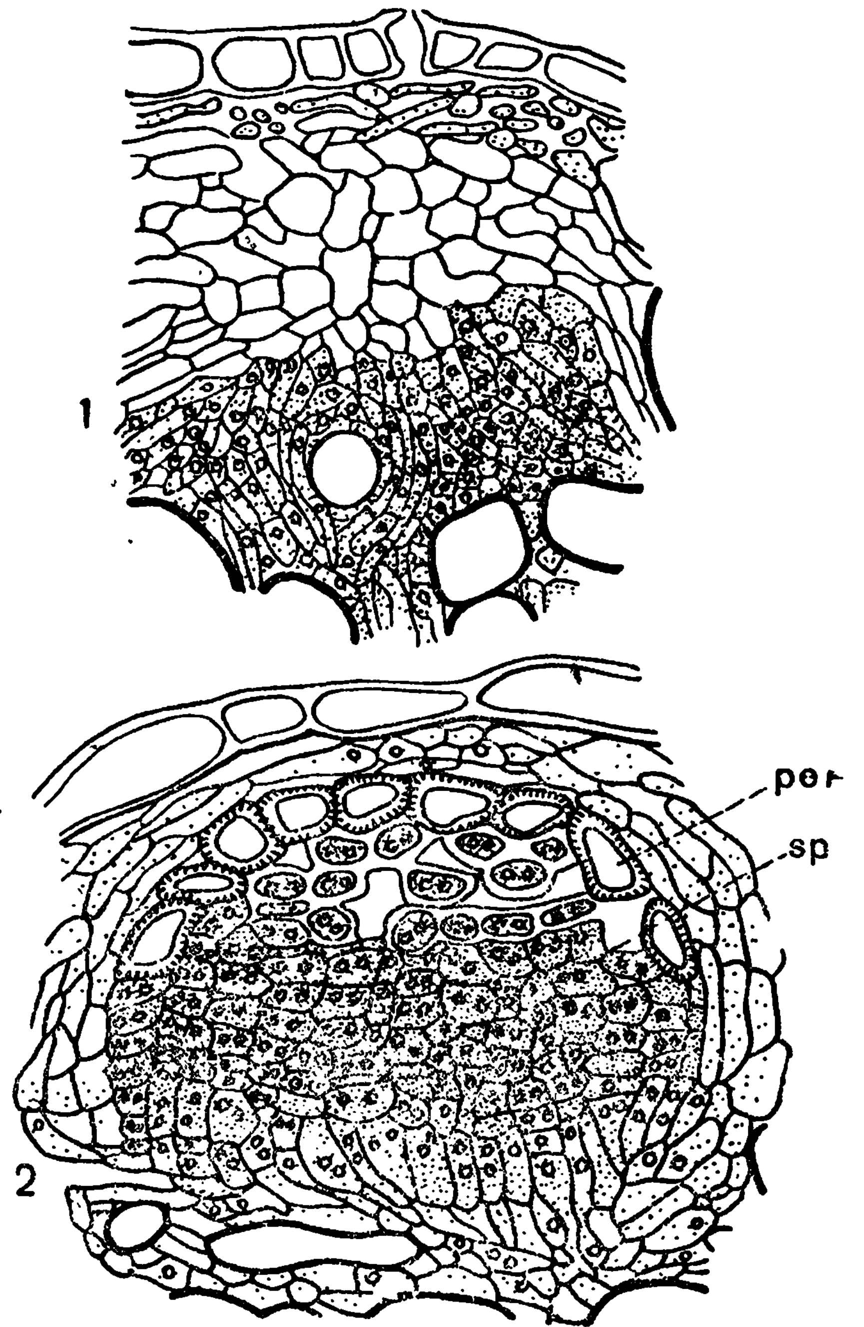


Рис. 287. Развитие эцидия у Uromyces poae: *1* — молодая стадия с диференцировкой на плодущую и стерильную ткань, *2* — более взрослая стадия, образование цепочек эцидиоспор (*sp*) и перидия (*per*).

Как было указано выше, кроме типичного Aecidium, существуют и другие формы эцидиальных спороношений. Так, для рода Gymnosporangium характерно спороношение, называемое Roestelia. По общему сложению и развитию оно весьма близко к типичному Aecidium, но отличается тем, что перидий здесь долго продолжает расти своим основанием, так что получается нередко длинный

рожок, высовывающийся из пораженной ткани. В конце концов, перидий разрывается зубцами на вершине или боковыми продольными трещинами, и эцидиоспоры высыпаются. Peridermium, характерный для родов Cronartium и Coleosporium, также имеет перидий, но самое спороношение здесь залагается в виде плоского, нарастающего своими краями сплетения гиф. Цепочки эцидиоспор поэтому развиваются здесь последовательно, начиная от центра к периферии, и наконец, самые краевые цепочки слагаются в боковую стенку перидия. Кроме того, и стерильная ткань здесь менее массивна и состоит обыкновенно из 4—5 слоев клеток, ясно генетически связанных с плодущими клетками. В готовом состоянии Peridermium представляет неправильной формы пузырь, достигающий иногда свыше 1 *см* в поперечнике (у Cronartium). При созревании перидий разрывается неправильными лоскутами.

Наконец Caeoma, встречающаяся у многих представителей как из семейства Melampsoraceae, так и из семейства Pucciniaceae, характеризуется отсутствием перидия. Спороношение залагается как плоское сплетение, нарастающее своими краями. Базальные клетки цепочек эцидиоспор образуются почти поверхностно, только под прикрытием большей частью одного слоя стерильных скоро исчезающих клеток.

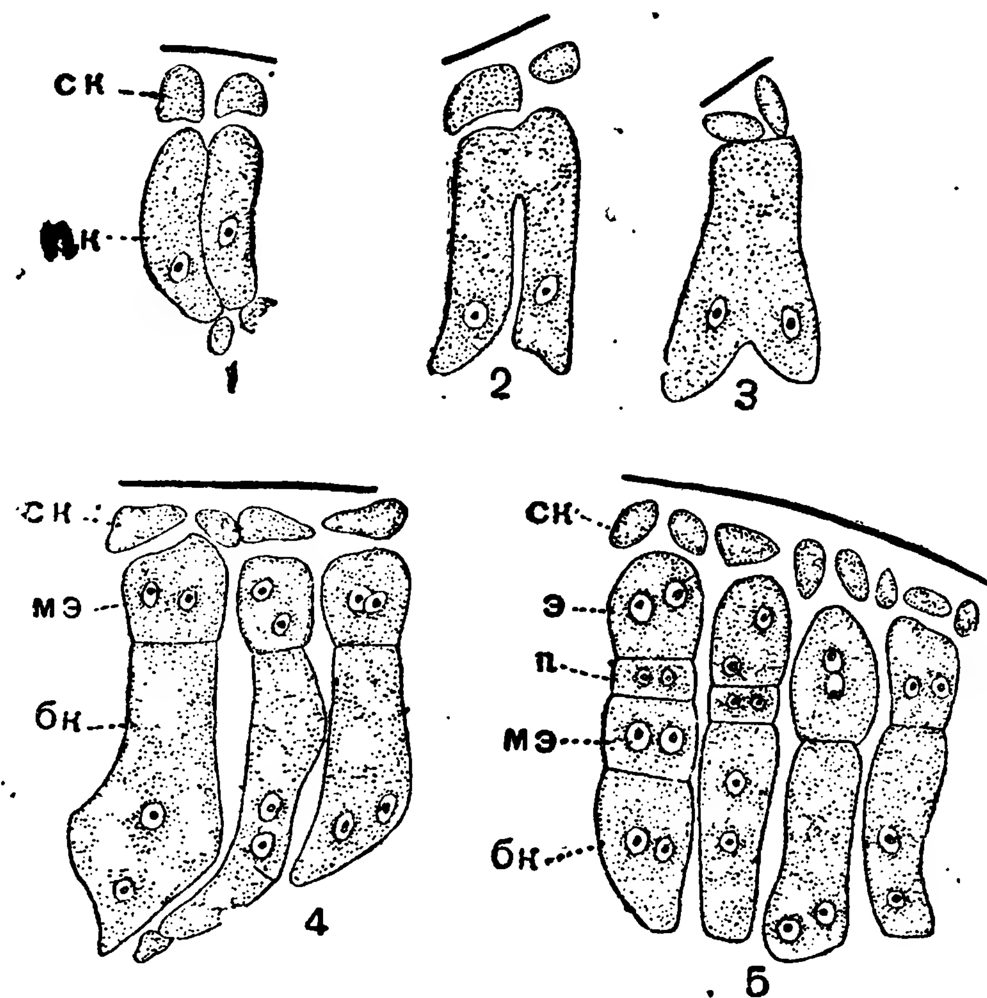


Рис. 288. Развитие Caeoma (у Phragmidium): *1* — палисадные плодущие клетки (*пк*) и над ними стерильные клетки (*ск*); *2* и *3* слияние палисадных клеток (кристменовское слияние); *4* — копуляционные или базальные двуядерные клетки (*бк*) отделили материнские клетки эцидиоспор (*мэ*); *5* — дальнейшая стадия: *э* — эцидиоспоры, *п* — промежуточная клетка, *мэ* — материнская клетка эцидиоспоры, *ск* — стерильная клетка, *бк* — базальная клетка.

Эцидиоспоры всевозможных эцидиальных спороношений всегда одноклетные, двуядерные, округлой формы. Их содержимое большей частью яркооранжевое, а оболочка бесцветная, не сильно утолщенная, часто с поверхности слегка шиповатая. Ростковых пор обыкновенно до прорастания не заметно.

3. Уредоспороношения у видов, имеющих эцидии, образуются всегда на диплоидном мицелии. Они залагаются подобно Caeoma в виде плоского субэпидермального сплетения и на верхней, обращенной к эпидермису стороне, образуют слой плодущих клеток (конечно с самого начала двуядерных, как и все клетки сплетения). В одних случаях они непосредственно прилегают к эпидермису, а в других отделены от него 1 — 2 слоями стерильных клеток, имеющих такое же происхождение, как и в Caeoma, т. е. отделяемых плодущими (рис. 290). Последнее более распространено в семействе Melampsoraceae, но встречается иногда и у Pucciniaceae. Большею частью эти стерильные клетки при дальнейшем развитии уничтожаются, но у некоторых сохраняются, утолщают свои стенки и образуют перидий, называемый чаще псевдоперидием. Он прикрывает только сверху спороношение (например у Melampsoridium, Pucciniastrum и др.). По своему происхождению этот перидий соответствует только крыше нормального эцидиального перидия.

Плодущие клетки, расположенные поверхностно или под прикрытием стерильных, развивают уредоспоры. При этом они дают цилиндрические выросты кверху, которые отделяются перегородкой, вздуваются каждый на конце и делятся на две клетки: верхнюю шаровидную или овальную уредоспору и нижнюю узкую цилиндрическую — клетку-ножку. На одной плодущей клетке может описанным образом развиться рядом несколько уредоспор. Под их давлением эпидермис разрывается, и уредоспоры отпадают, отделяясь от своих клеток-ножек. У некоторых представителей Melampsoraceae, как Chrysomyxa и

Coleosporium, уредоспоры образуются цепочками подобно эцидиоспорам, причем между ними также имеются промежуточные клетки, соответствующие клеткам-ножкам (рис. 291).

Уредоспоры всегда одноклетные с оранжевым содержимым и бесцветной или слегка буроватой оболочкой, часто шиповатой с поверхности и снабженной обыкновенно несколькими ростковыми порами.

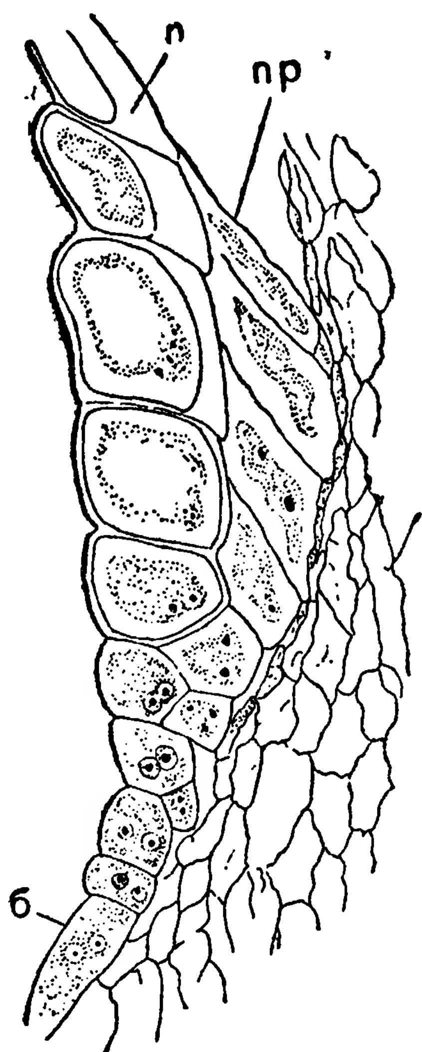


Рис. 289. Разрез через край эцидия Puccinia graminis. Слева ряд клеток перидия *(п)*, опирающийся на базальную клетку *(б)*, справа от него ряд промежуточных клеток *(пр)*.

4. Телейтоспороношения представляют наибольшее разнообразие, и особенности их и образуемых на них телейтоспор имеют преимущественное значение для классификации Uredinales. В семействе Pucciniaceae обычно телейтоспороношения залагаются по типу Caeoma в виде плоского субэпидермального сплетения двуядерных гиф, на поверхности которого телейтоспоры развиваются совершенно так же, как и уредоспоры и часто вместе с ними. Самые телейтоспоры здесь сидят на ножках и состоят в зрелом состоянии в разных родах из одной, двух или нескольких клеток, расположенных обыкновенно друг над другом (рис. 292). В трибе Ravenelieae телейтоспоры развиваются по нескольку на одной ножке или срастаются в общую головку на подставке из склеенных отдельных клеток-ножек (рис. 302). В трибе Pucciniosireae телейтоспоры развиваются цепочками, сложенными, насколько известно, из телейтоспор и чередующихся с ними промежуточных клеток.

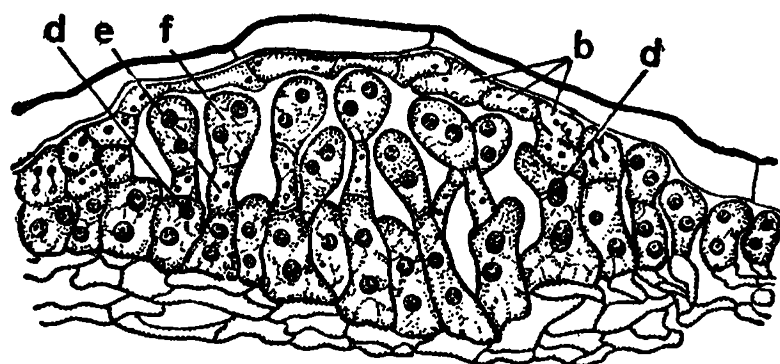


Рис. 290. Melampsora lini, разрез через молодую подушечку уредоспор; *b* — стерильные клетки, *d* — базальная клетка; *f* — уредоспоры, *e* — их ножки.

Более разнообразны телейтоспороношения в семействе Melampsoraceae. Кроме обычного типа в виде субэпидермальной корочки, свойственного большинству видов, здесь у многих других наблюдается и иное расположение: в глубине ткани между клетками листовой паренхимы (Uredinopsis), между эпидермисом и кутикулой (у некоторых видов Melampsora), или в самых клетках эпидермиса (Calyptospora, Thecopsora; рис. 293, *2*).

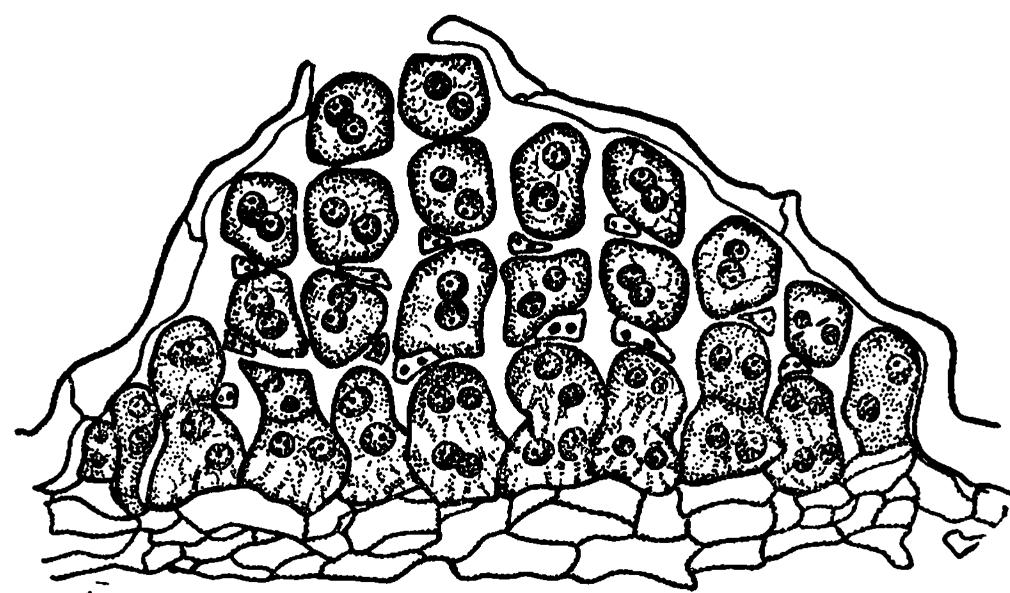


Рис. 291. Coleosporium solidaginis, цепочки уредоспор с промежуточными клетками.

Самые телейтоспоры Melampsoraceae обыкновенно бывают одноклетными, но у некоторых представителей делятся продольными перегородками на 2—4 клетки (Hyalopsora), Calyptospora, Uredinopsis).

Телейтоспоры Melampsoraceae всегда лишены ножек и часто склеиваются боками в плоские корочки (Melampsora, Coleosporium, рис. 293, *1*, *3*); у некоторых же представителей телейтоспоры развиваются цепочками, но без проме-

жуточных клеток[1]. У Chrysomyxa такие ряды свободные, а у Cronartium срастаются боками в общую колонку (рис. 294 и 295).

Как и все клетки диплоидной фазы, телейтоспоры у всех Uredinales в молодости двуядерны, но затем при созревании ядра в них сливаются. Зрелая телейтоспора обыкновенно одета толстой кутинизированной оболочкой, часто бурого цвета, гладкой или бородавчатой с поверхности. В оболочке имеются обыкновенно ростковые поры (по одной на клетку). Телейтоспоры прорастают у некоторых видов тотчас же по созревании, но у большинства только после периода покоя, совпадающего у нас с зимним периодом. Самое прорастание телейтоспор не вегетативное — мицелием, как у других спор Uredinales, а фруктификативное — фрагмобазидией. При этом через ростковую пору высовывается трубочка, в нее переходит диплоидное клеточное ядро телейтоспоры и здесь делится дважды редукционным образом. Между четырьмя получившимися гаплоидными ядрами появляются перегородки, и таким образом формируется фрагмобазидия из четырех друг над другом расположенных клеток. В многоклетных телейтоспорах все клетки их прорастают самостоятельно указанным образом (рис. 296 и 297). В фрагмобазидии каждая клетка дает небольшой боковой вырост, вздувающийся шаровидно на конце в базидиоспору. Туда переходит ядро, и у основания появляется перегородка. По созревании базидиоспора с известной силой отбрасывается от несущей ее ножки или стеригмы (рис. 298). В отличие от Ustilaginales здесь образуется

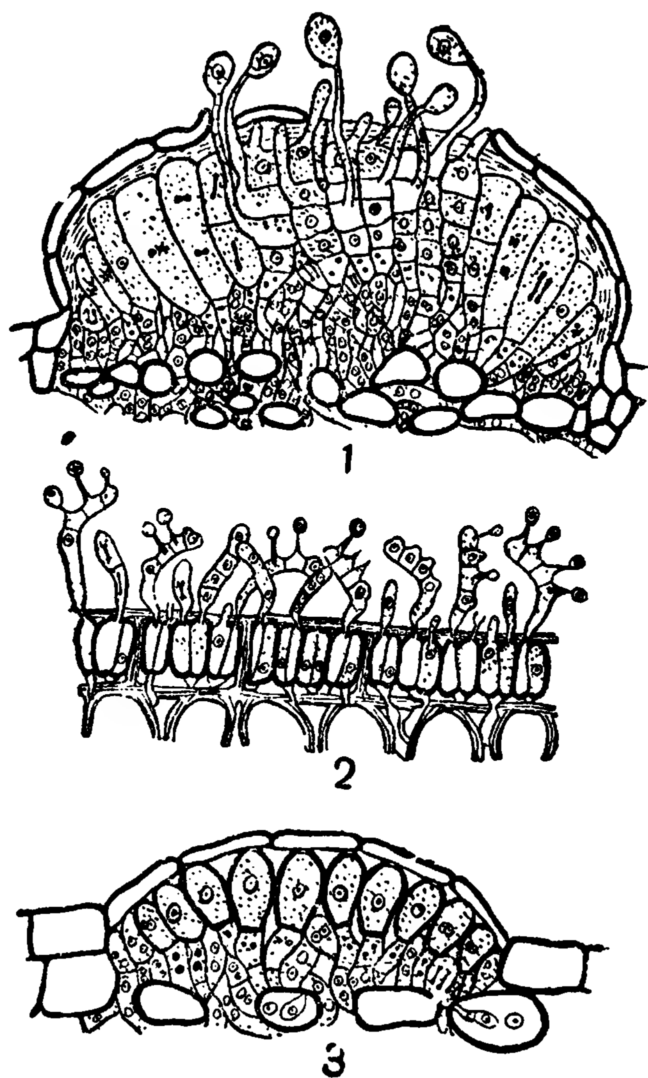


Рис. 293. Телейтоспороношения Melampsoraceae: *1* — Coleosporium sonchi, субэпидермальная корочка, телейтоспоры прорастают внутренней фрагмобазидией; *2* — Thecopsora areolata, телейтоспоры в клетках эпидермиса прорастают наружной (нормальной) фрагмобазидией; *3* — Melampsora helioscopiae, субэпидермальная корочка телейтоспор.

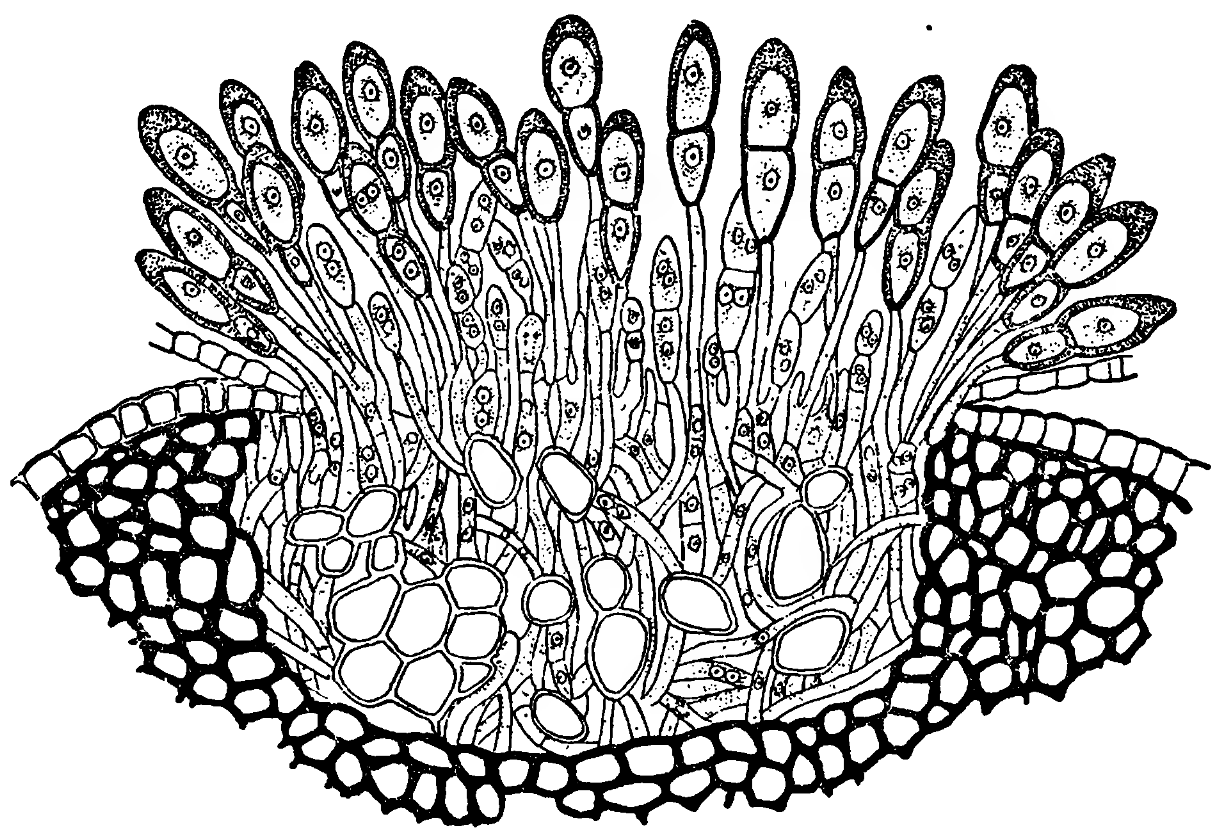


Рис. 292. Puccinia graminis, телейтоспороношение.

только одно поколение базидиоспор, так как ядро клетки фрагмобазидии не делится при их образовании. Самые базидиоспоры округлые, с тонкой бесцветной оболочкой и одним ядром. Иногда (например у Coleosporium) они делаются вторично двуядерными, но при прорастании развивают гаплоидный мицелий, сложенный из одноядерных клеток.

От указанного типа несколько отличается прорастание телейтоспор у Coleosporium и Ochropsora. Здесь не образуется фрагмобазидии как выроста из телейтоспоры, а сама она делится на 4 друг над другом расположенные клетки, и каждая из них на стеригме образует по одной базидиоспоре. Это можно

---

[1] Промежуточные клетки в цепочке эцидиоспор и уредоспор соответствуют их клеткам-ножкам, телейтоспоры же Melampsoraceae вообще не имеют их.

представить таким образом, что фрагмобазидия образуется здесь внутри общей оболочки телейтоспоры (так называемая внутренняя фрагмобазидия) (рис. 293, *1*).

Смена ядерных фаз и половая функция. Значение спермациев. Смена гаплоидной и диплоидной фаз в цикле развития ржавчинных грибов, представленная в виде чередования одноядерного и двуядерного состояний клеток, была в общем выяснена еще в 1896 г. исследованиями Sappin-Trouffy. При этом он изображал дело таким образом, что переход от одноядерного к двуядерному состоянию, осуществляемый в развивающемся эцидии, происходит в результате деления клеточного ядра, не сопровождаемого делением клетки. Таким образом, переход от гаплофазы к диплофазе приходилось видеть в делении ядра.

Позднеее, уже в начале XX столетия, работами Blackman (1904) и Christman (1905), было выяснено, что этот переход осуществляется иным путем: или в результате перехода ядра из одной одноядерной клетки в другую (Blackman), или в результате попарного слияния клеток (Christman). В приведенном выше описании эцидиального спороношения было указано, что в нем в результате попарного слияния одноядерных клеток получаются первые дикарионы, и с них начинается диплоидная фаза развития, характеризующаяся двуядерностью составляющих ее клеток. К ней принадлежат: эцидиоспоры, вырастающий из них мицелий, образующиеся на нем уредоспоры и потом телейтоспоры. При прорастании последних происходит редукционное деление, и отсюда начинается гаплоидная фаза, характеризующаяся одноядерностью клеток. К ней принадлежат базидиоспоры, вырастающий из них мицелий, образуемые на нем пикниды и зачатки эцидиев вплоть до первых дикарионов в них.

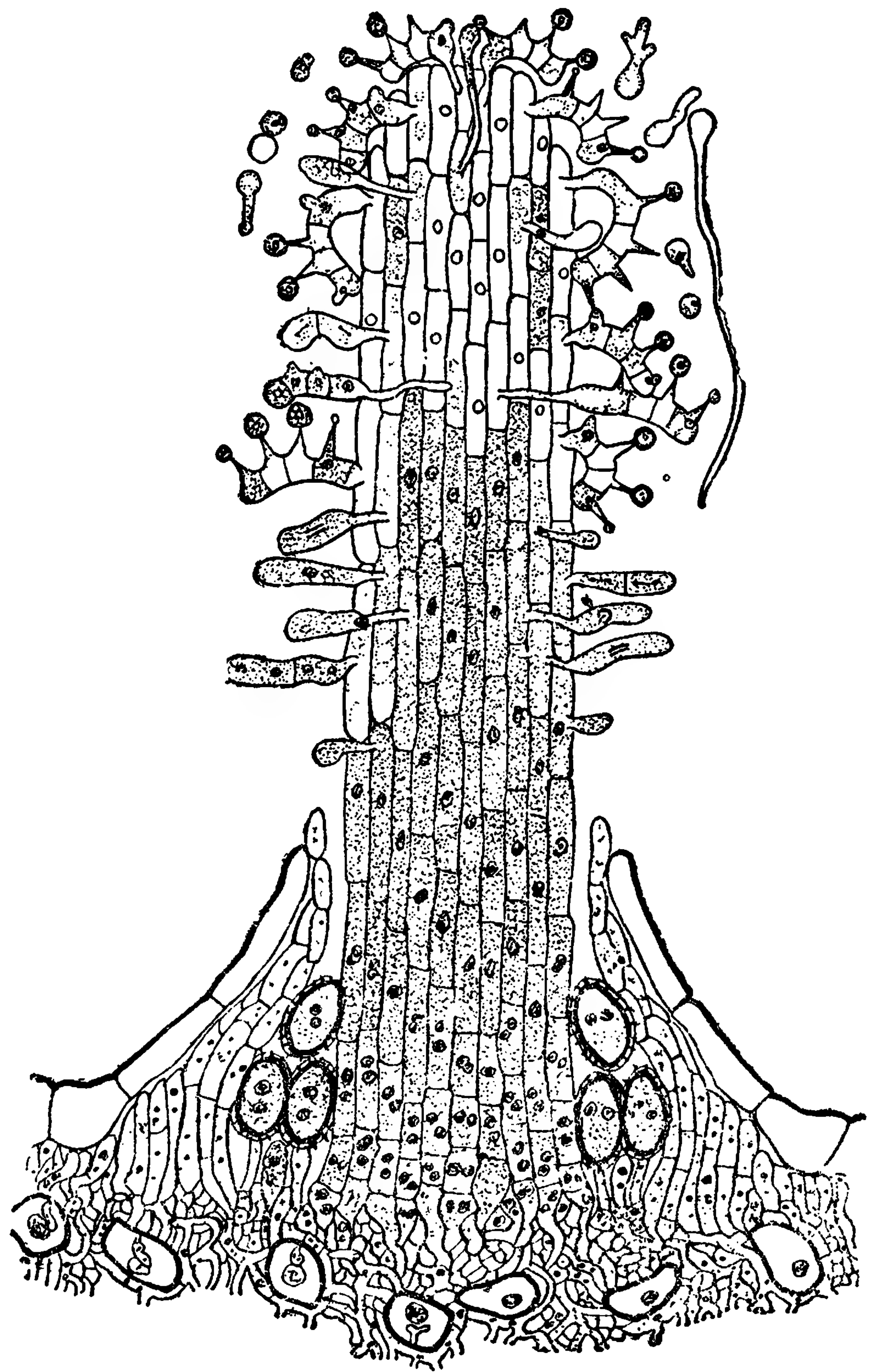


Рис. 294. Cronartium flaccidum. Колонка телейтоспор, прорастающих в верхней части. У основания колонки — уредоспоры с ножками.

Blackman и Christman толковали открытые ими процессы перехода от гаплоидной к диплоидной фазе, как настоящее оплодотворение, сравнивая их с оплодотворением красных водорослей (Blackman) или с зигогамией зигомицетов. Однако для понимания их истинного значения было весьма важно проследить, как обстоит дело в этом отношении у неполных форм, специально у таких, которые не имеют эцидия, где у полных форм осуществляется переход от гаплофазы к диплофазе.

Здесь можно заметить, что часто роль отсутствующих эцидиев переносится на первые спороношения, следующие за пикнидами (т. е. уредо — у Brachy-форм и телейто — у Micro- и Lepto-). В них также нередко происходит переход от одноядерности к двуядерности путем кристменовских слияний или блекменовских переползаний ядер при развитии клеток, производящих соответственные споры (например Phragmidium potentillae canadensis (brachy-) или Chrysomyxa abietis (lepto-) (рис. 299). С другой стороны, у многих из таких неполных форм нередко наблюдаются значительные различия в ядерном цикле: двуядер-

ность иногда начинается раньше, нередко даже в области мицелия (например у Puccinia aegopodii, Uromyces ficariae и др.)[1].

Наконец, весьма нередко такие первичные спороношения неполных форм (специально телейтоспороношения у Micro- или Lepto-) имеют значительное морфологическое сходство с эцидием. Например, у Uromyces laevis или Puccinia fusca телейтопустулы залагаются не так, как обычно для полных представителей этих родов в виде плоского цеомоподобного сплетения, а в виде шаровидного клубка из одноядерных гиф, диференцирующихся, как Aecidium, на стерильную псевдопаренхиму и плодущую часть. На границе между ними развиваются двуядерные производящие клетки телейтоспор. В таких пустулах, кроме того, иногда развиваются изолированные клетки перидия и эцидиоспоры (например у Urom. laevis, Urom. scutellatus и др.). Все это приводит к заключению, что такие спороношения развились на месте утраченных эцидиев, и поэтому эти неполные формы нужно рассматривать не как первично простые,

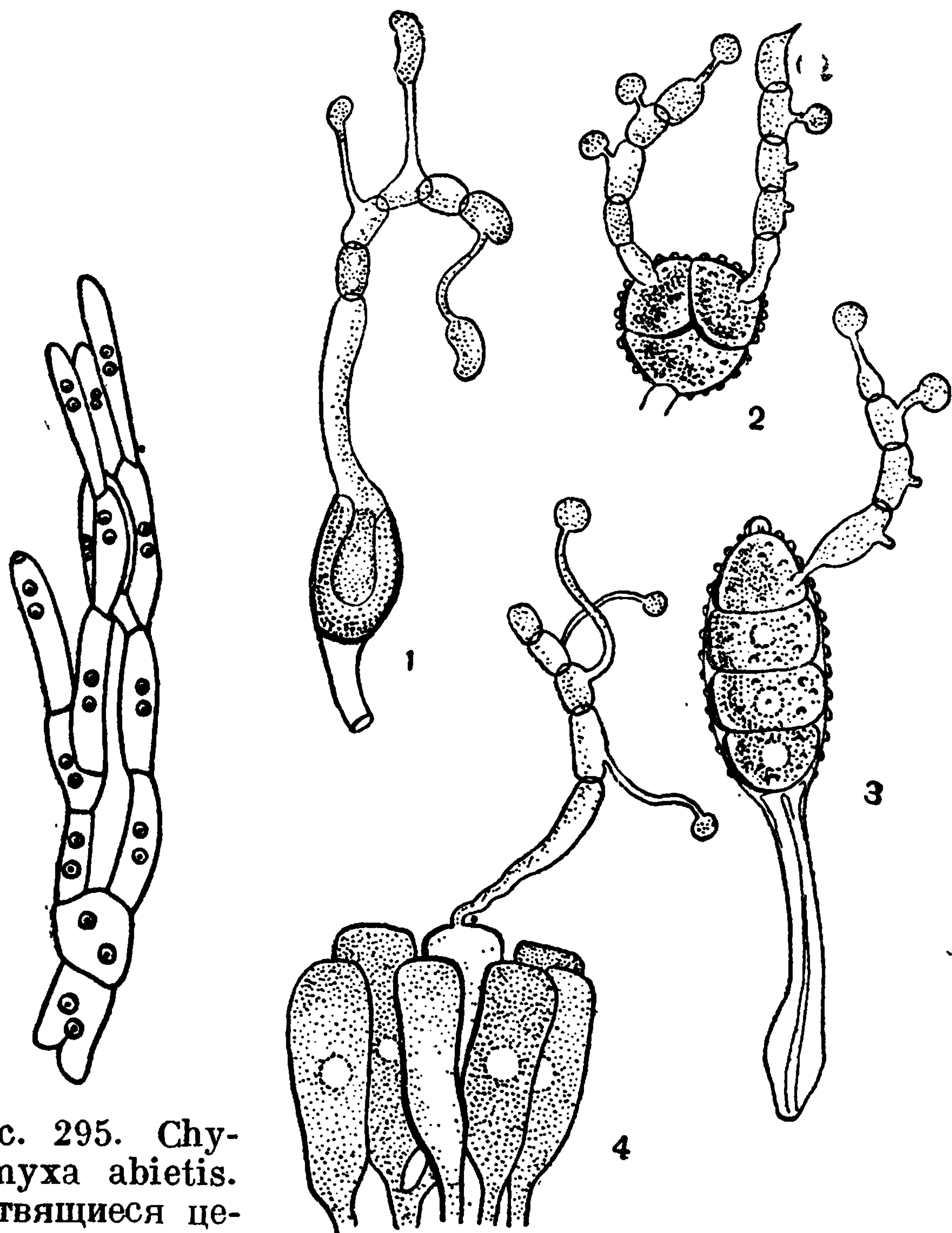


Рис. 295. Chysomyxa abietis. Ветвящиеся цепочки телейтоспор (молодые, еще двуядерные).

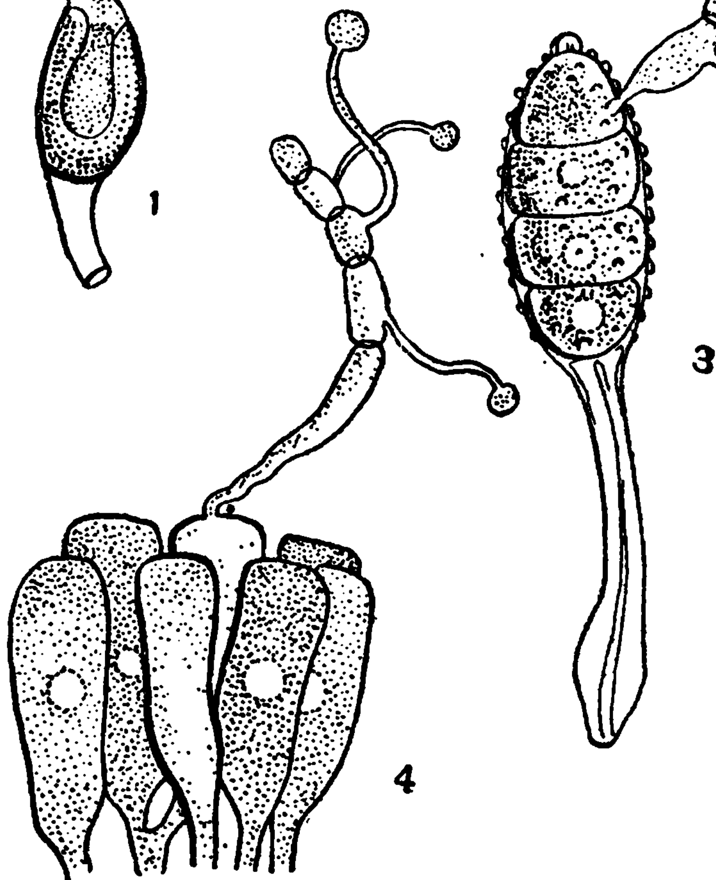


Рис. 296. Прорастание телейтоспор: *1* — Uromyces, *2* — Triphragmium, *3* — Phragmidium, *4* — Melampsora.

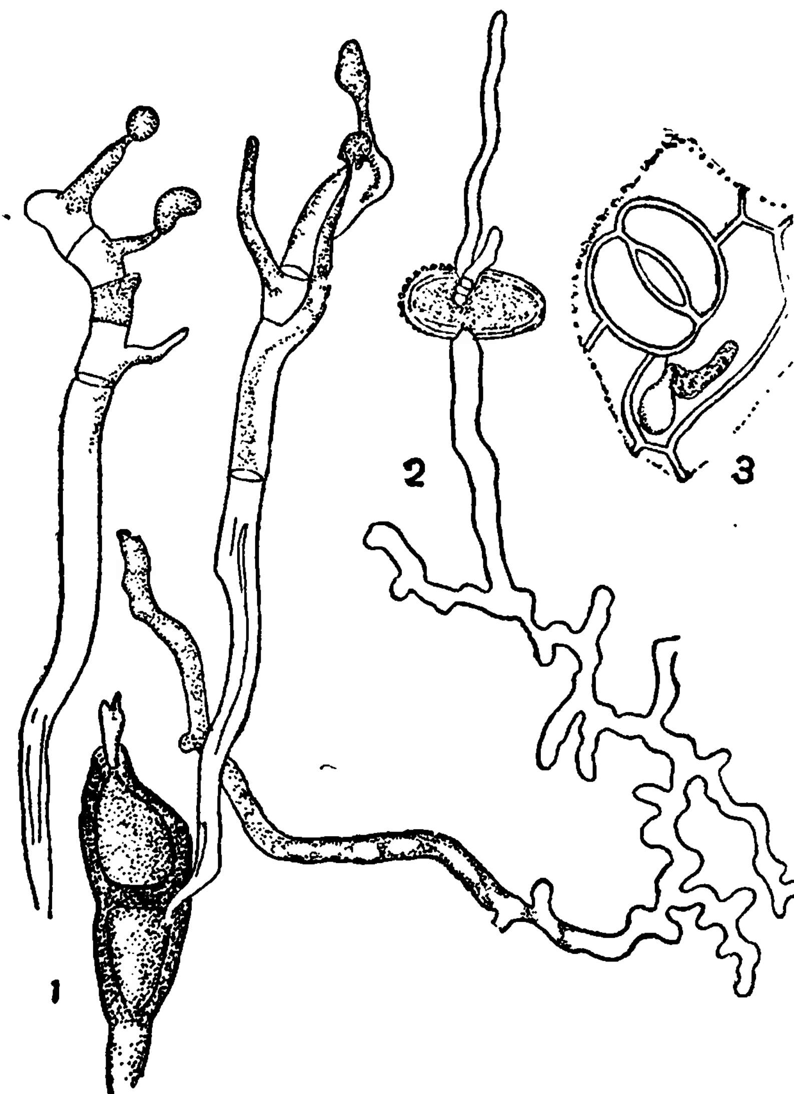


Рис. 297. *1* — Прорастание телейтоспоры Puccinia; *2* — прорастание уредоспоры; *3* — прорастание базидиоспоры на эпидермисе листа.

а как вторично упрощенные в результате утери некоторых спороношений, бывших у предков. Самая неопределенность места смены ядерных фаз у многих неполных форм указывает на то же: именно, что мы имеем здесь далеко зашедший апогамический процесс, развившийся на место более определенного, бывшего в эцидии[2].

[1] Некоторые отклонения от нормального хода наблюдаются иногда и у эцидиальных форм. Например, у Gymnosporangium tremelloides и G. juniperinum первые двуядерные клетки появляются в глубине плодущей части эцидиального сплетения и разрастаются оттуда в короткие ветвящиеся гифы из двуядерных клеток; на концах они развиваются в базальные клетки эцидиоспор. Однако эти исключения здесь не часты и не переходят дальше того же эцидиального сплетения в образующий его мицелий.

[2] Такое упрощение, связанное с укорочением цикла развития, во многих случаях объясняется экологически: растение-хозяин слишком быстро заканчивает вегетацию, чтобы гриб мог успеть развить на нем все спороношения. Интересно, что неполные формы, специально Micro-, особенно обильны и даже преобладают в арктических или высокогорных местностях с их коротким летом, а в умеренном климате распространены преимущественно на весенних эфемерах, как у нас на Ficaria, Scilla, Anemone и др.

Исходя отсюда, можно лучше оценить и те явления, которые имеют место в эцидии.

Первый исследователь этого вопроса Blackman (1904) и некоторые другие примыкающие к нему авторы рассматривают палисадные клетки в эцидиальной Caeoma как настоящие половые клетки, расположенные на них сверху стерильные клетки (обыкновенно по одной на каждой плодущей) рассматривают как трихогины. Последние иногда высовываются наружу через отверстия в эпидермисе и, по мнению этих авторов, прежде оплодотворялись пикноспорами или спермациями. Теперь этот способ оплодотворения утрачен и заменен или переходом ядра вегетативной клетки в женскую, или попарным слиянием последних (так называемая полуапогамия). Другие, как Christman (1905) и примыкающие к нему авторы, видят в слиянии двух клеток первичный половой процесс — слияние двух изогамет, как у зигомицетов, отрицая какое бы то ни было половое значение спермациев.

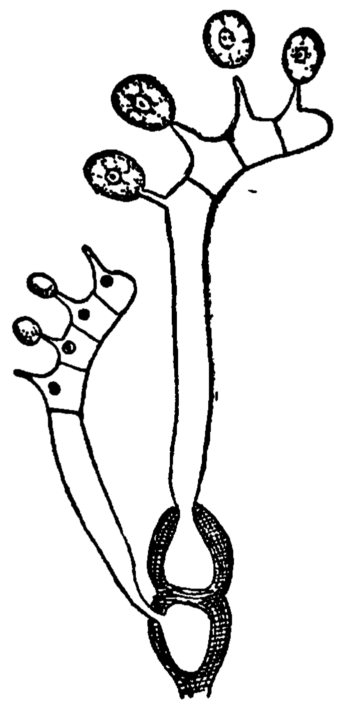


Рис. 298. Прорастание телейтоспоры Puccinia.

Однако сравнение в указанном отношении полных и неполных форм, нахождение у последних в другом месте так же сформированных и сливающихся клеток, делает более вероятным представление, что эти клетки вообще не специально половые, а вегетативные, лишь принявшие несколько специальную форму в связи с их дальнейшей функцией образования спор. При этом кристменовское слияние и блекменовское переползание одинаково должны трактоваться как чисто апогамический процесс между вегетативными клетками, и Uredinales должны рассматриваться как утратившие свои первоначальные половые органы подобно остальным базидиомицетам.

Вопрос о том, какова была форма первоначального полового процесса, остается открытым; можно только думать, что он был связан с местом эцидиального спороношения, судя по тому, что и у современных полных форм, которые мы рассматриваем как первичные, заменяющий его апогамический процесс также постоянно связан с эцидиями.

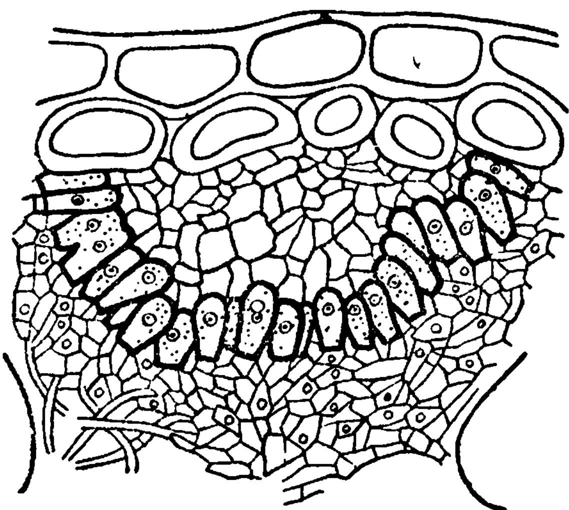


Рис. 299. Chrysomyxa abietis (lepto-). Разрез через молодую телейтопустулу. Формирование первых двуядерных клеток (слиянием двух одноядерных), развивающихся дальше в цепочки телейтоспор.

Если современные ржавчинные грибы развиваются апогамно, то отсюда еще не следует, что они полностью утратили половую функцию. Наоборот, она подтверждается новейшими исследованиями и оказывается связанной с пикнидами или спермогониями.

Еще первые исследователи ржавчинных грибов, Тюлян и де Бари, высказали предположение, что пикниды имеют значение мужских половых органов и дали им поэтому название спермогониев. Такие представления подтверждались косвенно тем обстоятельством, что, в отличие от всех остальных спор ржавчинных грибов, пикноспоры сами по себе не дают заражения. Другие авторы (Brefeld) рассматривали их как абортивные бесполые споры. Однако с этим толкованием плохо согласовалось то, что пикниды не показывают признаков дегенерации и сохраняют довольно ясные приспособительные связи с насекомыми, которые привлекаются обильно выделяемым ими сладким соком и разносят на лапках пикноспоры. В 1927 г. Craigie разъяснил, наконец, загадочное значение спермациев у ржавчинных грибов. Оказалось, что они несут своеобразную половую функцию в связи с гетероталлизмом. Производя односпоровые инфекции подсолнечника базидиоспорами Puccinia helianthi и затем барбариса базидиоспорами Pucc. graminis, Craigie установил, что такие заражения, в условиях изолирования опытных растений от насекомых, развивают мицелий, пикниды и зачатки эцидиев. Однако последние не развиваются

до конца и не образуют эцидиоспор. Если же растения не изолировать от насекомых, то нормально развиваются и эцидиоспоры.

Отсюда возникла мысль, что насекомые служат переносчиками спермациев с одного мицелия на другой, без чего нормальное развитие эцидиоспор исключается. Экспериментальное перенесение спермациев с одного мицелия на другой показало, что в половине случаев получаются положительные результаты, а в половине — отрицательные. Отсюда следовал вывод о гетероталлизме исследуемых видов и о биполярном разделении у них полов. Это же подтверждалось и опытами заражения растений парой базидиоспор, которые также в половине случаев развивали эцидиоспоры, а в половине не развивали. В дальнейшем было исследовано в указанном направлении еще около десяти видов ржавчинных грибов, и почти все они оказались такими же биполярно гетероталличными за исключением одного — Puccinia malvacearum, гомоталличного[1].

Что касается механизма действия спермация на мицелий другого пола, то, несмотря на значительное число цитологических исследований, произведенных в этом направлении, здесь много еще остается неясным. Описывается, что спермации могут прорастать в тонкую гаплоидную гифу, которая проникает внутрь листа в область спермогония. Указывается также, что спермации прилипают к перифизам спермогония другого пола и переливают в них свое содержимое вместе с ядром. Довольно вероятно, что в этом случае происходит диплоидозация, сходная с той, какая более подробно установлена у гименомицетов (см. стр. 56): перейдя в клетку перифизы, ядро спермация не ассоциируется вместе с ее ядром в дикарион, а переходит последовательно в ниже лежащие клетки и вдоль по гифам гаплоидного мицелия доходит до зачатка будущего эцидия.

Каков бы ни был этот путь, во всяком случае в молодом эцидии происходит попарное слияние клеток, содержащих, вероятно, ядра разных половых знаков, и в результате этого получаются типичные клетки с дикарионом, дающие начало цепочкам эцидиоспор. В других случаях то же достигается переползанием ядра из одной клетки в другую (см. стр. 367).

Если же действие спермациев исключено, то в зачатке эцидия обыкновенно не образуется дикарионов, и развития эцидиоспор не происходит. Таким образом, спермации имеют значение для перехода от гаплоидной к диплоидной фазе развития, т. е. несут как бы функцию оплодотворения. В настоящее время трудно решить, является ли эта функция их первичной или вторичной. В первом случае спермации нужно толковать как мужские половые элементы, которые у предков современных Uredinales производили оплодотворение женского полового органа (аналогично спермациям красных водорослей). Во втором случае их можно понимать как гаплоидные конидии, которые только вторично на почве апогамии, т. е. выпадения полового процесса и половых органов, получили функцию диплоидизации гаплоидного мицелия. Более вероятным кажется второе толкование. В пользу его говорит сравнение с гименомицетами, где гаплоидные конидии и оидии также могут нести диплоидизирующую функцию (см. стр. 58).

Гибридизация, биотипы

Если не совсем ясно морфологическое значение и цитологическая картина происходящего здесь процесса диплоидизации (по крайней мере, на начальных стадиях), то его наличие с несомненностью доказывается опытами гибридизации, произведенными главным образом с различными расами Puccinia graminis, а также и других видов Puccinia, паразитирующих на хлебных злаках. Эти опыты ставятся следующим образом. На односпоровые гаплоидные инфекции одной расы на листе эцидиального хозяина (барбариса для Pucc. graminis) переносятся спермации другой расы. Полученные в результате этого эцидио-

[1] Гомоталлизм Puccinia malvacearum устанавливается Ashworth (1931). Более поздние данные Allen (1936) показывают, что односпоровые инфекции этого гриба большей частью развиваются слабо и не дают спор. Возможно поэтому, что в других расах здесь имеет место также и гетероталлизм.

споры переносятся на злак, где образуются уредоспоры. Последние испытываются на их отношение к стандартному набору злаков, и этим определяется их биотип. Такого рода скрещивания производились как с биотипами одного биологического вида (forma specialis), так и принадлежащими к разным (например Pucc. graminis tritici × Pucc. graminis secalis). И в том, и в другом случае потомство в известной своей части оказывалось сходным с тем или другим из родителей, а в другой — обнаруживало новые свойства. Таким путем, например в опытах Newton (1931), из скрещивания Pucc. graminis tritici с Pucc. graminis secalis была получена Pucc. graminis hordei, сильно заражающая ячмень, не поражаемый ни одной из родительских форм. Еще больше таких гибридов получено при скрещивании биотипов одного биологического вида. Получались новые биотипы как известные раньше по изолированию из природного материала, так и неизвестные, новые. В некоторых случаях полученные гибридные формы были проведены через несколько поколений полного цикла развития (каждый раз через барбарис). При этом наблюдалось выщепление еще новых форм, не выявленных в первом поколении. Особенно интересным и сенсационным в этих опытах было появление в четвертом поколении гибрида двух биотипов Pucc. graminis tritici некоторого количества форм, у которых развитие эцидиев на листе барбариса было в значительной степени подавлено, но вместо них на том же листе развивались уредоспоры и затем телейтоспоры. Таким образом, Puccinia graminis превратилась в этих опытах в однохозяйственную brachy-форму на барбарисе. Однако это превращение было неполным, так как ее уредоспоры не заражали барбариса, но заражали пшеницу[1].

Приведенные данные по экспериментальной гибридизации в значительной степени объясняют возможные пути возникновения биотипов и в природной обстановке, где насекомые играют роль переносчиков спермациев с одного мицелия на другой.

В тех же опытах Newton (1938) демонстрируется гибридная природа и некоторых естественных биотипов. Они были также проведены через несколько поколений полного цикла (через барбарис) в условиях самооплодотворения, т. е. действия спермациев только того же биотипа. Тем не менее из потомства выщеплялись новые формы, отличающиеся от остальных не только по физиологическим, но иногда и по морфологическим признакам (цвет уредо-пустул).

При длительной культуре таких биотипов только в состоянии уредо- (в условиях изоляции) наблюдалось также внезапное появление новых форм, сохраняющих в дальнейшем свои свойства. Их можно назвать мутациями, или, может быть, лучше сальтациями.

В общем на основании имеющихся экспериментальных данных можно полагать, что новые биологические расы или биотипы ржавчинных грибов могут возникать и возникают в природе в очень большом числе путем гибридизации или мутации. При этом большинство из них, не найдя подходящего субстрата (сорта злака), вымирает и лишь сравнительно немногие сохраняются. Поэтому допустимо, что отмечаемое иногда появление в том или ином районе новых не обнаруженных раньше биотипов объясняется не только занесением их из других районов, но и образованием на месте и размножением в связи с введением в культуру новых рас растений.

Как было указано выше (см. стр. 95), современное учение о биотипах паразитных грибов имеет очень важное значение для микологии и фитопатологии. А так как оно разработано главным образом на ржавчинных грибах, то здесь следует еще остановиться на методах выявления биотипов из природного материала. Работа в этом направлении велась и ведется особенно в США (Stakman), Канаде (Newton) и отчасти в Германии (Gassner). Применяемая ими методика разработана для ржавчинных грибов, паразитирующих на хлебных злаках, и заключается в основном в следующем. Из соответственных видов хлебных злаков выбирается некоторое число селекционных сортов, отличаю-

---

[1] Образование уредо-телейтоспор Pucc. graminis на листьях барбариса изредка имеет место и в естественной обстановке, как это мы наблюдали под Москвой.

щихся по поражаемости изучаемым видом ржавчины. Каждый из них выращивается в изоляционных камерах в особых теплицах с искусственным освещением, так что материал в любой стадии можно иметь круглый год. В качестве материала для заражения служат уредоспоры. При этом по крайней мере первое экспериментальное заражение того же сорта, на котором данная ржавчина была собрана в природе, должно быть односпоровым, чем достигается чистота инфекционного материала для дальнейшего экспериментирования. Им заражают все взятые в качестве тэста сорта злака и отмечают результаты (положительные, отрицательные, степень инфекции, характер получившихся пустул уредоспор и т. д.). Сопоставление полученных данных по ржавчине разного происхождения (но на тех же сортах, взятых в качестве тэста) позволяет установить тождество или различия и даже составить определитель биотипов ржавчины по их отношению к взятым сортам (последние остаются стандартными и во всех дальнейших работах). Выделенные таким путем биотипы могут затем неограниченно долго культивироваться на соответственном сорте злака в таких же условиях изоляционных камер и возобновления в них растений путем подсева.

Результаты исследований по выявлению биотипов могут быть иллюстрированы следующими примерами:

Puccinia graminis tritici установлено около 150 биотипов, Puccinia graminis secalis — 14 биотипов, Puccinia graminis avenae — 10 биотипов, Puccinia triticina — 108 биотипов, Puccinia glumarum tritici — 28 биотипов, Puccinia coronata avenae [1] — 36 биотипов, Puccinia simplex — 9 биотипов.

Паразитизм и специализация. Как уже было выяснено выше (стр. 93), Uredinales представляют пример наиболее приспособленных облигатных паразитов. В соответствии с этим их действие на питающее растение носит довольно умеренный характер на начальных стадиях. Пораженные ткани остаются живыми и даже стимулируются в своих функциях (ассимиляции, скопления питательных веществ, роста). Лишь позднее, ко времени появления спороношений паразита, клетки хозяина начинают отмирать, повидимому, в результате нарушения координации функций. В случае диффузного поражения первоначальное умеренное действие затягивается на продолжительный период, в течение которого успевает развиться крупный побег, пронизанный во всех своих частях мицелием паразита. В конце того же сезона он обыкновенно отмирает, так же как и содержащийся в нем мицелий, развивший к тому времени свои спороношения. Однако другая часть мицелия остается живой в корневище и следующей весной диффузно заражает новые развивающиеся на нем побеги. Таким образом, многолетнее растение долго может существовать в зараженном состоянии. Очень хороший пример такого состояния представляет Pirola rotundifolia, зараженная диплоидным мицелием Chrysomyxa pirolae. Это растение имеет многолетние листья. Они заражаются из корневища в почке и на следующий год распускаются. При этом они кажутся здоровыми, хотя и содержат довольно обильный мицелий паразита (в этот год не развивающего на них спороношений). Также и физиологические функции их не показывают существенных отличий от листьев здоровых экземпляров. В таком виде зараженные листья существуют все лето и зимуют под снегом. Следующей весной они опять кажутся здоровыми,

[1] В европейской литературе по систематике грибов, в том числе и в нашей, принято, по предложению Клебана, различать два особых вида: 1) Puccinia coronifera с эцидиями на Rhamnus cathartica и диплоидным мицелием на овсе, 2) Puccinia coronata с эцидиями на Rhamnus frangula и диплоидным мицелием на луговых злаках. Однако позднейшие опыты американских авторов показали, что эти пукцинии с одинаковыми корончатыми телейтоспорами могут развивать эцидии на многих видах Rhamnus, а также и на других родах Rhamnaceae. Поэтому они полагают, что различать виды по эцидиальным хозяевам здесь было бы трудно, а специализацию диплоидного мицелия на злаках в этих случаях принято оценивать как специальные формы. Ввиду этого в американской литературе принято объединять эти два клебановских вида в один — Puccinia coronata — с несколькими специальными формами в нем. Одна из них — Puccinia coronata f. sp. avenae с эцидиями на Rhamnus cathartica и диплоидным мицелием на видах Avena — соответствует Puccinia coronifera Клебана.

и лишь в середине лета, когда начинают развиваться спороношения паразита, начинается дисгармония функций пораженного листа: сильно возрастает его транспирация и дыхание, а фотосинтез значительно падает. В конце июля — августе такие листья отмирают. Таким образом зараженная Pirola каждый год несет листья двух поколений: 1-го и 2-го года после распускания. Первые функционируют как нормальные целый вегетационный период, а вторые — только в первую его половину. Однако, благодаря их совместной деятельности, зараженная Pirola может поддерживать свое существование в течение ряда лет, хотя и не имеет по существу ни одного не пораженного листа. Нужно сказать впрочем, что она все-таки отстает в росте от рядом находящихся здоровых экземпляров и, вероятно, с течением времени истощается и погибает раньше нормального срока.

Приведенный пример нужно считать наиболее уравновешенным случаем паразитизма. В других случаях как диффузного, так и местного паразитизма депрессия и отмирание пораженных надземных органов наступает раньше, так что даже и многолетние растения должны истощаться и погибать быстрее[1].

На известное истощение диффузно пораженных растений указывает также то, что они почти никогда не цветут и не плодоносят.

Что касается местных заражений, то они довольно быстро вызывают отмирание пораженных тканей. Их значение для жизни всего растения определяется обилием поражения и временем его появления: более поздние заражения оказываются менее вредоносными, так что растение может развить нормальные семена.

Можно сказать, что вред, приносимый ржавчинными грибами пораженному растению, заключается в основном в преждевременном ослаблении и гибели листьев, что влечет за собой ослабление и даже гибель всего растения. Реже паразит вызывает отмирание крупных древесных ветвей (например Cronartium на сосне или Gymnosporangium на можжевельнике).

В соответствии с высокой приспособленностью паразитизма ржавчинные грибы отличаются очень строгой специализацией, т. е. узким кругом растений, поражаемых тем или другим видом. Вместе с тем многие ржавчинные разнохозяйственны, т. е. развиваются в гаплоидной и диплоидной фазе на разных, притом очень далеких по систематическому положению растениях. Разнохозяйственность не противоречит специализации, а указывает лишь на разные физиологические свойства гаплоидной и диплоидной фазы, каждая же из них специализирована на узком круге близких растений. Только в очень немногих случаях отмечается развитие той или другой фазы на разных далеко стоящих друг от друга растениях. Например Cronartium asclepiadeum заражает в диплоидной фазе некоторых представителей различных семейств; то же отмечается для гаплоидной фазы Puccinia isiacae и Pucc. cynodontis.

Однако и такая полифагия не равнозначна неразборчивости в выборе хозяев. Так, например, Cronartium asclepiadeum, поражая Verbena teucroides и Impatiens balsamina, не поражает другие виды тех же родов: Verbena officinalis и Impatiens parviflora.

Как уже было указано выше (стр. 94), в других случаях довольно широкая полифагия отдельных видов (например видов Puccinia на злаках) также представляет кажущееся явление и объясняется тем, что эти морфологические виды являются сборными и состоят из большого числа более мелких форм, каждая из которых уже узко специализирована (биотипы, см. стр. 95).

Условия сохранения и распространения Uredinales. Из биологических свойств Uredinales, кроме их облигатного паразитизма, заслуживают большого внимания условия их сохранения и распространения, особенно для разнохозяйственных видов. У большинства органом зимовки являются телейспоры; однако во многих случаях они прорастают немедленно после образования и к зимовке не способны (например у всех Lepto-форм, также у представителей

---

[1] Alchemilla pastoralis, диффузно пораженная Uromyces alchemillae, росла в наших культурах более 6 лет и была ликвидирована в живом состоянии, хотя и с слабым приростом.

родов Gymnosporangium, Coleosporium, Cronartium и некоторых других). В этом случае сохранение гриба из года в год должно происходить другим способом. Вообще здесь можно различать следующие типы.

1. Зимуют только телейтоспоры. Обычный тип, свойственный большинству видов.

2. Зимует гаплоидный мицелий, например, у видов Coleosporium в хвое сосны или у Cronartium в стеблях сосны. Сюда же относится большинство диффузных мицелиев, которые все многолетни; например виды Uromyces на Euphorbia (у них зимуют и телейтоспоры).

3. Зимует диплоидный мицелий, например, у видов Gymnosporangium в ветвях можжевельника.

4. Зимует и гаплоидный, и диплоидный мицелии. Этот тип встречается редко, например, у Melampsorella caryophyllacearum (гаплоидный мицелий на Abies, а диплоидный на Stellaria).

5. Зимуют эцидиоспоры и телейтоспоры, например, у Thecopsora areolata, Chrysomyxa pirolae (у последней, кроме того, зимует и диплоидный мицелий).

6. Зимуют уредоспоры. Этот тип в общем довольно распространен, например, у многих ржавчинников на злаках и осоках, хотя зиму выдерживает здесь только меньшинство спор, большинство же отмирает.

Зимовка уредоспор, так же как и зимовка диплоидного мицелия (см. п. 3), может обеспечить сохранение диплоидной фазы гриба, но не гаплоидной, которая должна получиться из базидиоспор.

Распространение спор и способы инфекции. Пикноспоры, выходящие из пикниды погруженными в слизистую массу, в отличие от других спор Uredinales распространяются не ветром, а исключительно насекомыми. Такое распространение их на небольшое расстояние, чаще в пределах одного листа или одного растения, соответствует их функции перенесения на соседнюю пустулу другого пола. Самостоятельной инфекции пикноспоры не дают.

Эцидиоспоры образуются нередко в значительных количествах; например, в одном эцидии Puccinia graminis их образуется до 15 000; в крупном эцидии Cronartium ribicola (Peridermium strobi) спороотделение базальными клетками продолжается больше месяца, и число эцидиоспор, вероятно, определяется многими миллионами.

По созревании эцидиоспоры из Aecidium с известной силой выбрасываются, а из Caeoma просто выпадают; затем и те и другие разносятся ветром [1].

Распространение их облегчается во многих случаях еще и тем, что нередко они развиваются на древесных растениях высоко над землей. Это имеет место, например, у многих представителей рода Melampsora и всех представителей рода Coleosporium, Cronartium, Gymnosporangium (в нашей флоре на одной только сосне известно до 15 различных видов эцидиев). В сухом виде эцидиоспоры сохраняют всхожесть от нескольких дней до 2—3 месяцев. Прорастая, они развивают гифу, которая проникает внутрь питающего растения обыкновенно через устьице.

Уредоспоры обычно просто выпадают из споровместилищ, отрываясь от своей ножки, и распостраняются ветром. Образуясь нередко в огромных количествах, например, на полях хлебных злаков, они конвекционными токами

---

[1] Активное выбрасывание эцидиоспор из эцидия основано на следующем механизме: развиваясь окруженные перидием, они плотно прижаты друг к другу и от взаимного давления приобретают многоугольные очертания. Вместе с тем, вследствие шероховатости оболочек, получается известное сцепление между эцидиоспорами, так что они не могут скользить одна относительно другой. Тем временем, по мере созревания эцидиоспор, увеличивается их тургорное давление, стремящееся придать им шаровидную форму. Благодаря этому создается напряжение между силой сцепления эцидиоспор и тургорным давлением. Оно разрешается, в конце концов, таким образом, что верхние, более зрелые эцидиоспоры внезапно соскальзывают и принимают шарообразную форму. Это создаёт известный толчок, отбрасывающий их на 1—2 *мм*. В цеоме, где перидия нет, эцидиоспоры не столь плотно прижаты друг к другу и постепенно по мере созревания принимают шарообразную форму. Вследствие этого активного выбрасывания их в этом случае не наблюдается.

воздуха могут заноситься очень высоко (в исследованиях с аэроплана в долине р. Миссисипи обнаружены уредоспоры Puccinia triticina на высоте 4950 *м*), а вместе с тем и распространяться на огромные расстояния в горизонтальном направлении. Уредоспоры сохраняют всхожесть в сухом состоянии несколько месяцев. Прорастая, они развивают одну или несколько гиф, выходящих через ростковые поры. Оба ядра уредоспоры при этом переходят только в одну из этих гиф, и она проникает внутрь растения, как и гифа эцидиоспоры, обыкновенно через устьице.

Телейтоспоры, и зимующие, и не зимующие, не служат непосредственно для распространения гриба. Соответственно этому они часто совсем не отделяются от производящего их спороношения. При прорастании их образуется фрагмобазидия и на ней базидиоспоры, отбрасывающиеся с известной силой от стеригм и распространяющиеся дальше ветром. Образуясь большей частью на перезимовавших, лежащих уже на земле листьях и стеблях, базидиоспоры находятся в общем в довольно неблагоприятных условиях для разнесения, однако часто дело облегчается здесь тем, что развитие их происходит ранней весной, до появления травянистого покрова, так что ветер довольно свободно может их захватывать. Базидиоспоры, одетые очень тонкой оболочкой, довольно быстро теряют всхожесть при высушивании. При прорастании они развивают трубочки, проникающие внутрь растения в отличие от эцидио-и уредоспор не через устьица, а обычно прямо пробивая его кожицу[1].

Для разнохозяйственных видов переход с одного хозяина на другого осуществляется, с одной стороны, эцидиоспорами, а с другой — базидиоспорами. Перенесение этих спор и представляет поэтому наиболее трудный, ответственный момент распространения разнохозяйственных форм. Во многих случаях он сильно облегчается тем, что оба хозяина в естественной обстановке встречаются в ближайшем соседстве друг с другом. Например, Ranunculus acer и Alopecurus pratensis (разнохозяйственный ржавчинник на них — Puccinia perplexans), Ficaria ranunculoides и Poa (Uromyces ficariae), Tussilago farfara и виды Poa (Puccinia poarum), виды Rumex и Phragmites communis (Pucc. phragmitis) и многие другие. С другой стороны, когда один из хозяев разнохозяйственного ржавчинника принадлежит к числу мало распространенных растений в данной местности, необходимо признать, что завершение полного цикла развития паразита должно встречать большие затруднения. Так, между прочим, обстоит дело с Puccinia graminis. Ее эцидиальные хозяева, главным образом барбарис, на большей части территории нашего Союза, а также Mahonia, принадлежат по существу к числу парковых, реже одичалых растений, не имеющих во всяком случае повсеместного распространения. Между тем Pucc. graminis — очень распространенная у нас ржавчина на хлебных и иных злаках. В отсутствии эцидиального хозяина сохранение ее и аналогичных ей видов при посредстве зимующих телейтоспор не может иметь значения, так как гаплоидные базидиоспоры не способны заражать снова злак. Вероятно, в большинстве такого рода случаев гриб сохраняется при посредстве уредоспор, из которых немногие все-таки выдерживают зимовку. При таких условиях вместо полного цикла развития получается сокращенный из нескольких генераций уредоспор и затем телейтоспор, причем последние хотя и образуются, но теряют реальное значение в цикле развития.

С другой стороны, необходимо отметить, что район инфекционного действия барбариса, несущего эцидиоспоры, может быть очень широким, достигающим десятков километров для злаков, растущих общественно и представляющих поэтому очень большую улавливающую поверхность для хотя бы и немногих занесенных эцидиоспор[2].

---

[1] Такой способ инфекции стоит в соответствии с тем, что базидиоспоры, образуясь обычно весной, заражают молодые листья с еще не утолщенной кутикулой. Интересно, что у тех видов, где базидиоспоры образуются к осени, они часто заражают растение через устьица (например у Coleosporium).

[2] По мнению Эрикссона, такого рода возможности сохранения Pucc. graminis не обеспечивают достаточно наблюдаемого в северной Европе широкого распространения этого пара-

Методы искусственного заражения и изучения разнохозяйственности

Наиболее характерным биологическим свойством ржавчинных грибов нужно считать их разнохозяйственность. Она очень широко распространена у них и даже преобладает над однохозяйственностью, если принимать во внимание только те виды, которые имеют эцидии и у которых только и возможно это явление.

Ввиду большого теоретического и практического значения разнохозяйственности на изучение ее обращается особое внимание. Известно немало микологов, преимущественно работающих в этом направлении, производя в различных комбинациях опыты инфекции разных растений. При этом чаще всего используют телейтоспоры для того, чтобы обнаружить неизвестные у данной формы эцидиальные спороношения. В других случаях исходят из эцидиоспор для того, чтобы обнаружить генетически связанные с ними уредо- или телейтоспороношения. Ввиду того что телейтоспоры у большинства видов прорастают только после зимовки, они собираются вместе с субстратом с осени и сохраняются в течение зимы в мешочках или особых рамках с натянутой сеткой (кассеты Клебана), подвергаясь действию естественных зимних условий (температура, осадки). Ранней весной такие перезимовавшие телейтоспоры обнаруживают способность к прорастанию в условиях большой влажности и комнатной температуры, а в сухом виде и при невысокой температуре сохраняют всхожесть обыкновенно до осени. Телейтоспоры, немедленно прорастающие в природе, используются вслед за их сбором в то же лето.

Перед заражением телейтоспоры проращивают в чашках Петри, куда их помещают на мокрую фильтровальную бумагу вместе с естественным субстратом, размоченным в воде. Самая инфекция производится базидиоспорами. При этом лучше пользоваться их естественным отделением от базидии. Для этого чашку с прорастающими телейтоспорами помещают в перевернутом положении над опытным растением. Весь опыт ведется в условиях большой влажности атмосферы на естественном свете под стеклянным колоколом или в стеклянном шкафу. Там опытные растения остаются еще 1—2 дня после произведенной инфекции, чтобы ростки базидиоспор успели проникнуть в ткань растения. После этого они помещаются в обычные условия влажности и остаются под наблюдением, продолжительность которого зависит от длины инкубационного периода данной инфекции (большей частью 5—15 дней).

Если опыт исходит из эцидиоспор, то можно пользоваться также их естественным отделением от эцидия, поместив его открытой стороной вниз над опытным растением. Чаще однако применяют опрыскивание опытного растения взвесью эцидиоспор в дождевой воде. Условия влажности — такие же, как в случае базидиоспор (под стеклянным колоколом или в стеклянном шкафу).

Для опытов употребляют небольшие, но хорошо развитые растения (не этиолированные) в виде горшечных экземпляров (в том числе и для древесных растений). При ранней весенней инфекции, исходящей из перезимовавших телейтоспор, опытные растения запасают в предыдущем году в виде корневищ и т. д. и затем к сроку выгоняют обычными способами садоводов. Употребляют также растения, выращенные из семян.

Указанная методика в общем проста, но она усложняется, если ставится задача получения односпоровых инфекций, например, для выявления гетероталлизма или изучения биотипов. Наиболее надежным в этом случае нужно считать изолирование отдельных спор под контролем микроскопа или в небольших каплях воды, или же по методу «сухой иглы» с последующим перенесением проконтролированных капель, или нити стеклянной иглы с прилипшей спорой на лист опытного растения. Значительные преимущества, особенно в последнем случае (метод «сухой иглы»), представляет использование

зита. Затруднения, встречающиеся здесь, и послужили основанием для создания теории микоплазмы этого автора, выработанной сначала именно для ржавчинников и лишь позднее перенесенной им и на некоторые пероноспоровые (см. стр. 90).

микроманипулятора. При помощи его можно, например, взять отдельно и в определенном порядке все четыре базидиоспоры одной базидии. Однако и без этих трудоемких манипуляций можно получить односпоровые инфекции, если поместить исходный материал для заражения на достаточной высоте (20—40 *см* и больше) над опытным растением. Регулируя в зависимости от интенсивности спороотделения время инфекции, можно добиться, чтобы отдельные базидиоспоры упали на листья на достаточном отдалении друг от друга и дали каждая односпоровое пятно заражения подобно тому, как в открытую чашку Петри с питательной желатиной или агаром падают одиночные зародыши микроорганизмов из воздуха и дают большей частью в каждой полученной колонии чистую культуру. Интенсивность падения базидиоспор удобно контролировать, если среди листьев заражаемого растения горизонтально поместить стекла, смазанные сверху глицерином или вазелином, и время от времени просматривать их под микроскопом.

При изучении разнохозяйственности работа по указанной методике осложняется потому, что в этом случае опытное растение неизвестно заранее и основная задача опыта заключается в том, чтобы подобрать его. Этот подбор исходит прежде всего из знания состава флоры ржавчинных грибов данного района и специального знания эцидиев с неизвестным далее развитием эцидиоспор. Необходимо также знать в данной флоре уредо- и телейтоспороношения (Hemi- и Micro-формы), у которых можно подозревать наличие эцидия на другом растении, т. е. те, у которых не доказано экспериментально их развитие по сокращенному циклу (получением на том же хозяине новых уредо- или телейтоспороношений в результате заражения его базидиоспорами). Значительную помощь в отборе их может оказать наличие пикнид вместе с уредо- (Brachy-) или телейтоспороношениями (Micro-). Так как пикниды принадлежат к гаплоидной фазе развития, то имеющие их формы не могли возникнуть из заражения эцидиоспорами, и эцидиев у них искать не приходится. То же и без развития пикнид может иногда показать цитологическое изучение мицелия, несущего уредо- или телейтоспороношения. Нахождение в нем гаплоидных одноядерных гиф, хотя бы только на ранних стадиях, указывает, что такие спороношения развились из заражения базидиоспорами, т. е. принадлежат к формам с сокращенным циклом развития и не имеют эцидиев. В результате такого рода отбора круг остающихся комбинаций, конечно, несколько сокращается. Дальнейшему уточнению его особенно помогают ботанико-географические и фитоценологические данные. Нахождение в близких местообитаниях хозяев, несущих изолированные эцидии, и других, несущих только уредо- или телейтоспороношения, указывает на возможность особенно между ними перекрестных заражений.

В некоторых случаях руководящие указания при изучении разнохозяйственности можно получить из морфологических особенностей тех или иных спороношений. Выше (стр. 372) было уже указано на нередкое нахождение на эцидиальных хозяевах Hetero-Eu-форм также и Micro- со спороношениями, напоминающими по характеру воздействия на субстрат и отчасти по развитию и строению развивающиеся на том же или близком растении эцидии. На это явление обратил особенное внимание Э. Фишер еще в 1898 г., истолковав его как указание на родственные связи между соответственными Hetero-Eu- и Micro-формами. Кроме них, на тех же или близких хозяевах встречаются также Auto-Eu-формы, как на это особенно обратил внимание Траншель в 1904 г. Эти три сорта форм (Hetero-Eu-, Auto-Eu, Micro-), несомненно, близко родственны друг другу, как это явствует, между прочим, из сходства строения их телейтоспор. Исходя из представлений о филогенетической близости таких троек, Траншель разработал свой метод предугадывания биологии разнохозяйственных видов на основании их морфологических признаков. В основном он заключается в следующем. Если исходят из изолированного эцидия, то нужно прежде всего посмотреть, не имеется ли на том же или близком хозяине Micro-формы. В положительном случае нужно искать Hemi-форму, телейтоспоры которой сходны с телейтоспорами Micro-формы; она может быть стадией разнохозяйст-

венного вида. Если исходят из Hemi-формы, для которой нужно найти эцидиального хозяина, также сначала ищут сходную по телейтоспорам Micro-форму и затем на том же или близком хозяине изолированные эцидии, которые с большой вероятностью могут быть эцидиями Hemi-формы. Пользуясь этим методом, Траншель смог установить ряд новых интересных случаев разнохозяйственности. Вместе с тем его метод имеет большое теоретическое значение, так как в основе его лежат представления о родственной близости соответственных форм и применение его дает возможность не только проверить по филогенезу биологию, но и по биологии проверить предполагаемый филогенез. Однако нужно помнить, что этот метод не может иметь универсального значения при всех случаях изучения разнохозяйственности. Во-первых, не всегда имеются соответственные Micro-формы, которые здесь играют роль важнейших указателей. Кроме того, еще чаще отсутствуют Auto-Eu-формы, телейтоспоры которых могли бы иметь аналогичное значение. Наконец, четкость этого метода особенно велика там, где строение телейтоспор представляет ряд особенностей, резко отличающих их от телейтоспор других видов. Однако это бывает далеко не всегда. Как пример наиболее ясно выраженных особенностей строения телейтоспор можно привести Puccinia pruni spinosae; на ней Траншель особенно эффектно продемонстрировал значение своего метода, высказав сначала в печати предположение о ее вероятной связи с Aecidium punctatum на Anemone и в следующем году подтвердив это предположение экспериментально. Телейтоспоры Pucc. pruni spinosae, как и телейтоспоры Micro- Puccinia fusca на Anemone, а также телейтоспоры найденной в Америке Puccinia cohaesa Auto-Eu-на Anemone резко отличаются от большинства других видов Puccinia наличием довольно глубокой перетяжки в месте соединения двух слагающих их клеток и крупнобородавчатыми оболочками. По этим признакам они некоторыми систематиками выделяются даже в особый род, куда, кроме названных, входит еще несколько видов со сходным строением телейтоспор. Род этот получил название Tranzschelia в честь Траншеля, впервые применившего свой метод на одном из его представителей.

Эволюция и филогенез ржавчинных

Одной из характернейших особенностей Uredinales является широко распространенная у них разнохозяйственность. В настоящее время прослежен полный цикл развития почти у 300 разнохозяйственных видов. Кроме того, описано большое число изолированных эцидиев, с одной стороны, и уредо-телейтоспороношений — с другой, но связь между ними еще не установлена. В общем среди видов, имеющих эцидии в цикле развития (Eu-и opsis), у которых только и бывает разнохозяйственность, число разнохозяйственных больше, чем однохозяйственных. Встает вопрос о происхождении этого столь характерного и широко распространенного явления. Обычно оно рассматривается под тем углом зрения, что однохозяйственность первична, и из нее произошла разнохозяйственность. Пути этого разными авторами трактуются различно.

Одни предполагают, что здесь имело место скачкообразное завоевание нового хозяина, причем этот скачок особенно приписывается диплоидной фазе гриба, которая затем, перейдя на нового хозяина, утратила способность заражать первоначального (где осталась гаплоидная фаза). Другие допускают постепенную эволюцию или таким образом, что исходная форма была широко плюриворной, заражавшей среди других и обоих современных хозяев, и затем специализировалась на них своими разными фазами, или принимая, что исходная форма обитала на общем предке двух современных хозяев и при их расхождении приспособилась к тому и другому той или другой своей фазой. Последнее очень мало вероятно ввиду слишком значительной систематической отдаленности хозяев друг от друга.

Однако возможна и иная точка зрения. Можно представить разнохозяйственность как первичное явление, а однохозяйственность — как вторичное. Такое представление можно вывести из наблюдения закономерностей распределения Uredinales по различным питающим растениям. При этом приходится

исходить из более чем вероятного предположения, что у Uredinales, как у облигатных, строго специализированных паразитов, паразитизм выработался очень давно, и дальнейшая его эволюция шла вместе с эволюцией хозяев. Исходя из этого, можно указать на следующее. В семействе Melampsoraceae, признаваемом за более примитивное, все виды, имеющие эцидии, за исключением только немногих видов рода Melampsora, оказываются разнохозяйственными, притом с чрезвычайно типичным и однообразным выбором хозяев: для гаплоидной фазы — голосеменные из Abietaceae, а для диплоидной — папоротники и отчасти покрытосеменные, главным образом из сережкоцветных. Другое более высокостоящее семейство Pucciniaceae содержит как однохозяйственные, так и разнохозяйственные виды почти исключительно на покрытосеменных. При этом интересно, что на примитивных группах хозяев преобладают как раз разнохозяйственные формы, тогда как на более высоко стоящих сростнолепестных (особенно сложноцветных) в значительном количестве имеются и однохозяйственные полные виды.

Таким образом, разнохозяйственность исключительно преобладает у примитивных Uredinales и более или менее выравнивается с однохозяйственностью у более высоко стоящих. С другой стороны, более древние, более низко стоящие филогенетически хозяева имеют преобладание разнохозяйственных паразитов, а в более новых высоких группах имеется также много однохозяйственных. В частности наиболее древние из хозяев — голосеменные и папоротники — имеют только разнохозяйственных Uredinales (из видов с эцидиями, где вообще только и возможна разнохозяйственность) [1].

Приведенные данные, так же как аналогичные другие, получаемые из рассмотрения более узких групп родственных видов, делают довольно вероятным предположение, развиваемое, между прочим, в последнее время Jackson (1931), о первичности разнохозяйственности у Uredinales [2]. Из нее выработалась однохозяйственность многих современных видов, причем в большинстве случаев это происходило в результате перенесения диплоидной фазы гриба на хозяина гаплоидной. Это можно заключить из того, что во многих сравнительно случаях на эцидиальном хозяине Hetero-формы мы находим также однохозяйственную, сходную с первой по строению. Например на Epilobium развиваются эцидии Puccinia veratri (Hetero-Eu-) и Pucc. epilobii (Auto-Eu-); на Anemone — эцидии Puccinia pruni spinosae (Hetero-Eu-) и Pucc. cohaesa (Auto-Eu-) и др. С другой стороны, имеются случаи нахождения эцидиальной однохозяйственной формы на хозяине диплоидной фазы разнохозяйственной формы. Например на Salix — уредо-и телейто- некоторых видов Melampsora (Hetero-Eu-) и Melampsora amygdalina (Auto-Eu-); на Juniperus — телейто- видов Gymnosporangium (Hetero-opsis) и Gymnosp. bermudianum (Auto-opsis). Таким образом, нужно допустить возможность создания однохозяйственности и путем перенесения гаплоидной фазы на хозяина диплоидной. Повидимому, этот второй путь имеет значительно меньшее распространение.

Аналогичные соображения могут осветить несколько и пути возникновения неполных форм, относительно которых уже было выше указано их вторичное происхождение.

Имеется очень много случаев нахождения Micro- и Lepto-форм на эцидиальном хозяине Hetero-Eu, причем, как уже было указано, нередко спороношения первых имеют значительное сходство с эцидиями. Например, на Euphorbia — эцидии Uromyces pisi (Hetero-Eu-) и Urom. scutellatus, Ur. laevis (Micro-) и др.; на ели — эцидии Chrysomyxa ledi (Hetero-Eu-) и Chr. abietis (Lepto-); на Ficaria — эцидии Uromyces poae (Hetero-Eu-) и Urom. ficariae (Micro-) и многие дру-

---

[1] Исключением здесь является только Gymnosporangium bermudianum на Juniperus virginiana, однохозяйственность которого, вероятно, вторичного происхождения. Все остальные виды Gymnosporangium разнохозяйственны с телейтоспорами на Juniperus.

[2] Конечно, такое предположение не исключает того, что эта разнохозяйственность когда-нибудь в свою очередь должна была выработаться из более простых отношений. Однако для суждения об этих первых шагах эволюции предков Uredinales мы не имеем никаких данных.

гие. Иногда на таких хозяевах обнаруживаются также Auto-Eu-формы сходного строения. В других случаях их нет, и можно думать, что в последних случаях Micro-формы произошли прямо из Hetero-Eu путем выпадения эцидия и перенесения телейтоспороношения на эцидильного хозяина.

Происхождение Brachy-форм рисуется в виде выпадения эцидия из цикла однохозяйственной полной, как это иногда наблюдается и сейчас, например у Puccinia helianthi.

Формы-opsis также имеют происхождение из полных, иногда однохозяйственных, но чаще, повидимому, разнохозяйственных. Последнее относится особенно к разнохозяйственным-opsis, как например Gymnosporangium. Состояние-opsis у однохозяйственных видов нередко оказывается неустойчивым. Например у Puccinia podophylli оно отчасти переходит в Micro-(выпадение эцидия). С другой стороны, у некоторых нормально полных форм наблюдается иногда выпадение уредоспор, т. е. переход к -opsis (например у Pucc. helianthi).

Повторность эцидиев, наблюдаемая у некоторых-opsis, должна рассматриваться как замена утраченных уредо- вторичными эцидиями, развивающимися на диплоидном мицелии. С другой стороны, у таких изученных в цитологическом отношении форм (Urom. scrophulariae, Urom. behenis) наблюдаются значительные отклонения в первичном спороношении: появление двуядерных гиф еще в мицелии и образование на их счет телейтоспор и части эцидиоспор, наряду с другими эцидиоспорами, образующимися нормально из базальных клеток, происшедших из копуляции двух одноядерных. Поэтому приходится допустить здесь более значительное уклонение от нормального хода развития, чем простая замена уредоспор вторичными эцидиоспорами.

Что касается, наконец, Endo-форм, то они не однородны по своему происхождению. Endophyllum например, вероятно, происходит из эцидиев полных разнохозяйственных Puccinia или Uromyces, а Kunkelia связана генетически с Gymnoconia (Auto- opsis) [1].

Первоначальная эволюция Uredinales. Указанные эволюционные соотношения имеют в виду современные формы Uredinales; что же касается первоначальной эволюции всей группы и ее филогенетических связей, то здесь дело остается очень неясным. Можно думать, что Uredinales очень древняя группа, возникшая приблизительно одновременно с папоротниками и проделавшая уже давно большую эволюцию. Судить о характере этих первичных Uredinales мы сейчас не можем за отсутствием данных. Если же перенести на них современные соотношения, то намечаются две основные точки зрения. По мнению одних авторов исконным спороношением их нужно считать телейтоспоры и развивающиеся из них фрагмобазидии. В пользу этого говорит главным образом то, что здесь мы имеем переход от диплоидной к гаплоидной фазе развития: кариогамию и редукционное деление.

В этом случае первоначальная эволюция должна была итти от телейтоподобных спороношений в направлении вставки перед ними новых спороношений, причем одновременно отодвигался назад половой процесс, дающий начало диплоидной фазе.

Другая точка зрения признает исконным эцидиальное спороношение, в связи с которым когда-то имел место половой процесс. В пользу этого говорит главным образом то, что у современных форм апогамическое возникновение диплоидной фазы связано с этим моментом. В этом случае эволюция должна была итти по пути удлинения уже возникшего диплоидного состояния, момент же появления его в цикле развития оставался постоянным (в первичном эцидии). Трудно окончательно решить, какая из этих точек зрения является более правильной.

Что касается, наконец, первоначального происхождения всей группы Uredinales, то и здесь высказываются различные взгляды. Например, Orton

[1] Незатронутые в приведенном обзоре Hemi-формы в большинстве являются просто диплоидными формами разнохозяйственных полных. В немногих случаях, где они имеют самостоятельное значение (например Urom. alchemillae), они примыкают к Brachy-(но утратили не только эцидии, но и пикниды).

(1917) высказывает мысль, что они прямо произошли из красных водорослей, большинство современных представителей которых имеет уже самостоятельно существующие гаметофит и спорофит. При переходе к наземному и притом паразитному существованию эти две генерации приспособлялись к разным растениям, и таким путем на самых начальных стадиях эволюции Uredinales возникли разнохозяйственные формы с различными спороношениями на гаплоидной и диплоидной фазе. Такие взгляды на происхождение Uredinales из Florideae имеют в своей основе сближение формы полового процесса в той и другой группе. Спермации ржавчинных грибов гомологизируются при этом со спермациями Florideae, а оплодотворяемая ими клетка в цеоме с ее «трихогиной» гомологизируются с карпогоном Florideae.

Однако, как было показано выше (см. стр. 373), имеются достаточно веские основания для того, чтобы видеть в процессах, имеющих место при переходе от гаплоидной к диплоидной фазе Uredinales, не первичный половой процесс, а вторичную апогамию, клетки же, принимающие в нем участие, толковать как гаплоидные вегетативные клетки, лишь вторично принявшие на себя указываемую функцию.

При этих условиях филогенетическое сближение ржавчинных грибов с красными водорослями оказывается необоснованным. Оно ставило бы, кроме того, Uredinales в изолированное положение среди других грибов, которые связей с Florideae не имеют. Между тем Uredinales представляют несомненные грибы, притом базидиального ряда. На это указывает не только наличие базидий, но и весь ход развития с самостоятельными гаплоидным и диплоидным мицелиями и цитологический характер диплоидной фазы в виде дикариофита. Как несомненный член базидиомицетов Uredinales показывает черты родственной близости с Auriculariales. Это следует не только из разделенности их базидий на 4 клетки, но и из их развития. Они состоят из гипобазидии (у ржавчинных — клетки телейтоспоры) и вырастающей из нее эпибазидии.

В недавнее время была описана даже как бы переходная форма между Auriculariales и Uredinales (Couch, 1937), названная Uredinella. По общему характеру развития и образу жизни (паразит на тлях) она сходна с Septobasidium (из Auriculariales), но по развитию органов размножения показывает ряд особенностей. Развитию базидий у Uredinella предшествует появление образований, похожих на телейтоспоры. Это овальные клетки, сидящие каждая на короткой ножке и одетые толстой оболочкой с ростковой порой на вершине. Первоначально они двуядерные, но затем происходит кариогамия, и через верхушечную пору вырастает базидия, разделяющаяся поперечно на четыре клетки. Кроме того, у Uredinella развиваются и иные образования, напоминающие уредоспоры. По форме они в общем сходны с телейтоспорами и также содержат по два ядра, но кариогамии в них не происходит, и они прорастают вегетативно, выпуская через пору длинную двуядерную клетку.

Если даже и нельзя из Septobasidium, как весьма специализированного рода аврикуляриевых (паразиты на насекомых), непосредственно выводить ржавчинные грибы, как также весьма специализированную группу, но совершенно в другом направлении, то во всяком случае особенности развития Uredinella указывают на близость обеих групп.

При этом аврикуляриевые, которые в общем мало специализированы, должны рассматриваться как исходные, и из них выводятся ржавчинные. Нужно только иметь в виду, что последние представляют высоко специализированную и мощно развитую группу, которая в связи с облигатным паразитизмом на растениях проявляет ряд своеобразных особенностей: с одной стороны, многочисленные правильно следующие друг за другом спороношения, как на гаплоидном, так и на диплоидном мицелии, а с другой стороны, может быть, редукция первоначальных плодовых тел.

Впрочем в последнем отношении Aecidium может рассматриваться как гомолог плодового тела. Еще де-Бари стоял на такой точке зрения. В настоящее же время в пользу таких представлений можно привести еще указание на то, что именно с эцидием связан в основном переход от гаплоидной к диплоидной

фазе. Однако нужно принять во внимание, что, если исходить из аврикуляриевых и вообще из базидиомицетов, то у ржавчинных грибов плодовое тело должно нести базидии, в эцидии же развиваются эцидиоспоры. Это весьма серьезное затруднение для филогении Uredinales может быть отчасти устранено, если предположить, что эцидий развился вторично и не гомологичен поэтому плодовому телу других базидиомицетов, тем более, что он образуется на гаплоидном мицелии. Возможно и другое предположение: эцидий только модифицирован, прежде же в нем развивались телейтоспоры, подобно тому, как они и сейчас развиваются у Endophyllum. Если современный Endophyllum приходится рассматривать как вторичный, развившийся, вероятно, из форм, близких к Puccinia в результате сокращения цикла развития, то, с другой стороны, тип строения его может указывать на возможные черты организации и первичных Uredinales.

Мы не располагаем сейчас данными для решения вопроса о действительном строении первичных Uredinales, и указанные концепции приводятся только в виде возможных предположений.

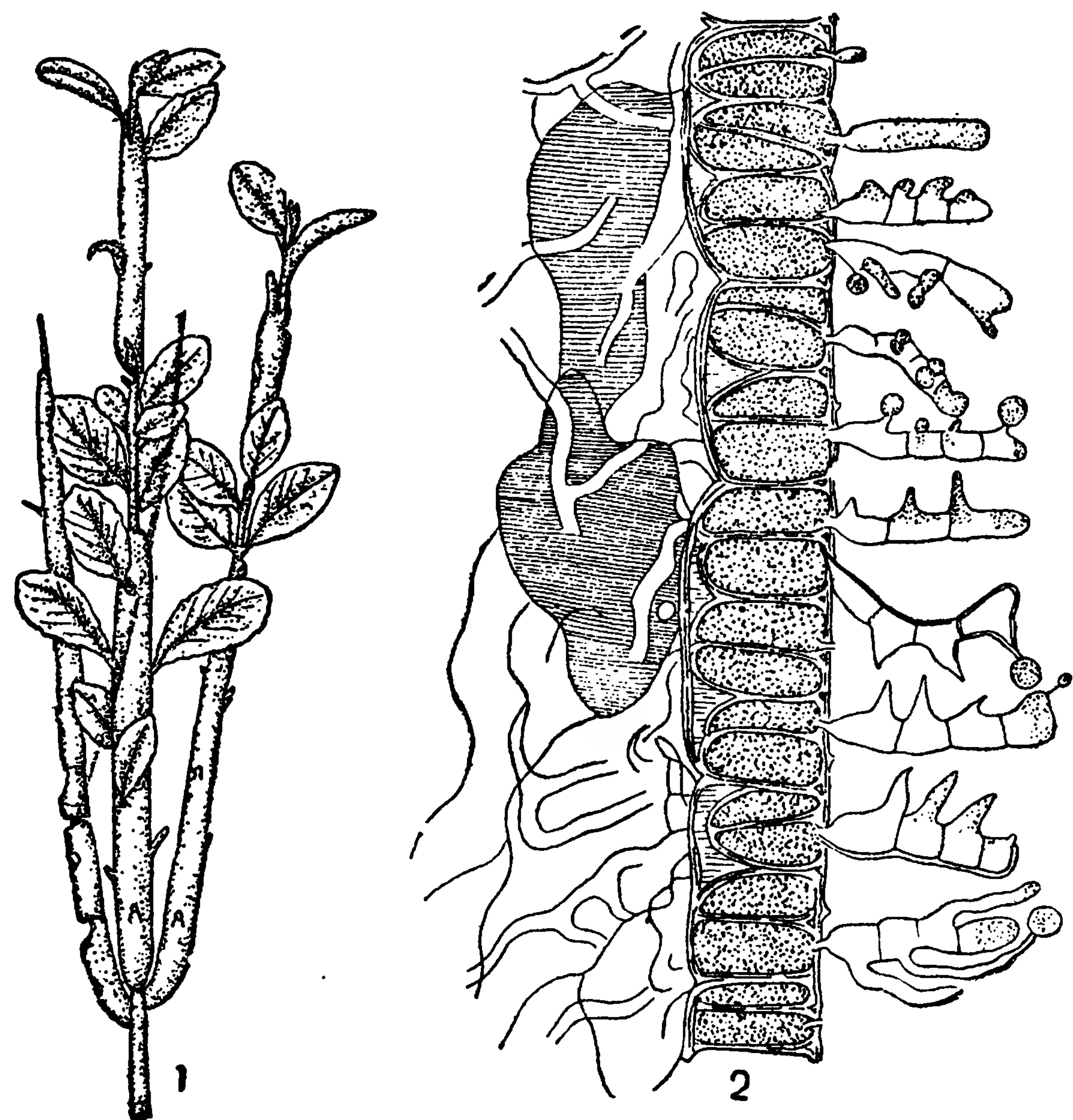


Рис. 300. 1. Гипертрофированные стебли брусники, пораженной Calyptospora goeppertiana, 2—радиальный разрез наружной части стебля, в клетках эпидермиса видны телейтоспоры, в большинстве прорастающие.

Систематика Uredinales. Uredinales делятся на два семейства:

1. Сем. Melampsoraceae. Телейтоспоры без ножек. За исключением некоторых видов Melampsora все остальные разнохозяйственные и паразитируют в гаплоидной стадии на голосеменных. Диплоидная стадия у многих развивается на папоротниках.

2. Сем. Pucciniaceae. Телейтоспоры на ножках. Паразиты на покрытосеменных, разнохозяйственные и однохозяйственные. Немногие паразиты на хвойных (или папоротниках).

Сем. Melampsoraceae. В семействе Melampsoraceae устанавливаются следующие подсемейства:

1. Pucciniastreae. Эцидиальные спороношения типа Aecidium (с перидием). Уредоспоры одиночные на ножках, большей частью прикрытые сверху псевдоперидием. Телейтоспоры или одиночные, или соединенные в корочки, часто в клетках хозяина. Hyalopsora, Uredinopsis — диплоидная фаза на папоротниках. Calyptospora goeppertiana — телейтоспоры в клетках эпидермиса гипертрофированных стеблей брусники (рис. 300). Thecopsora areolata — эцидии на шишках ели, уредо- и телейто- на листьях черемухи, телейтоспоры в клетках эпидермиса хозяина (рис. 301). Pucciniastrum и Melampsoridium — телейтоспоры образуют корочку под эпидермисом хозяина. Pucciniastrum epilobii на листьях Epilobium, Melampsoridium betulinum — очень распространен на листьях березы.

2. Cronartieae. Телейтоспоры образуются цепочками, склеивающимися боками в общую колонку. Cronartium — эцидии типа Peridermium на стеблях сосны, телейтоспоры в колонке, немедленно прорастающие (рис. 294). Cr. ribicola — эцидии на Pinus strobus и Pinus cembra, уредо- и телейто- на листьях Ribes. Cronartium asclepiadeum — эцидии на Pinus silvestris, уредо- и телейто- на Vincetoxicum, Paeonia и др.

Сюда же, повидимому, можно присоединить Pucciniostele. Этот оригинальный гриб встречается в Восточной и Юго-восточной Азии на видах Astilbe. В гаплоидной генерации он развивает плоские субкутикулярные спермогонии и эцидиальные спороношения типа цеомы. В них образуется сначала цепочка овальных двуядерных эцидиоспор с промежуточными клетками, а затем на тех же базальных клетках цепочки более плотно соединенных спор без промежуточных клеток между ними. Их можно назвать первичными телейтоспорами, так как два ядра их сливаются при созревании, как это типично для телейтоспор. Позднее на том же Astilbe развивается диплоидный мицелий, образующий так называемые вторичные телейтоспоры. Они также развиваются цепочками, без промежуточных клеток, и при созревании в них происходит кариогамия (Курсанов и др., 1937).

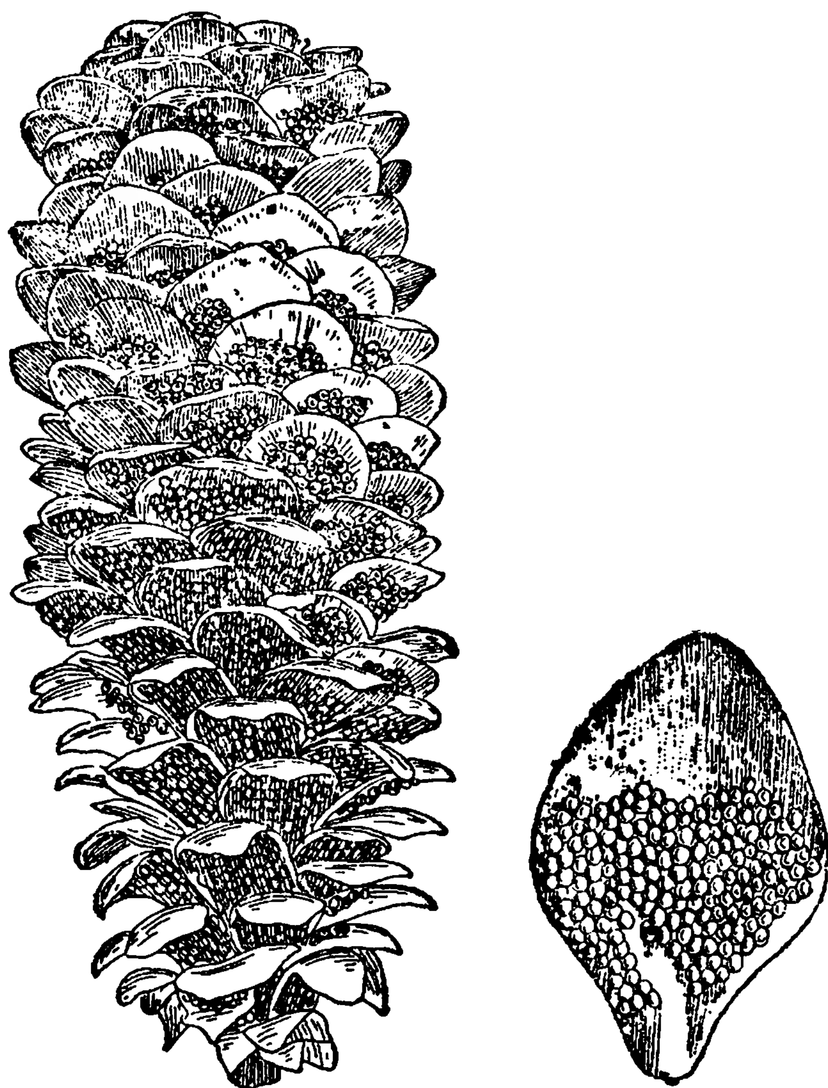


Рис. 301. Шишка ели с эцидиями Thecopsora areolata, справа отдельная чешуя, слегка увеличенная.

3. C h r y s o m y x e a e. Эцидии типа Aecidium. Уредоспоры цепочками. Телейтоспоры развиваются несросшимися, часто ветвящимися цепочками. Chrysomyxa ledi — эцидии на хвое ели, уредо- и телейто- на Ledum; Chrysomyxa pirolae, эцидии на ели, уредо- телейто- на Pirola. Chrysomyxa abietis lepto-форма на хвое ели.

4. C e l e o s p o r i e a e. Эцидии типа Peridermium. Уредоспоры цепочками. Телейтоспоры образуют плоскую корочку. При прорастании происходит их деление на 4 клетки (внутренняя фрагмобазидия; см. стр. 370). Coleosporium, многочисленные виды с эцидиями на хвое сосны, уредо- телейто- на различных двудольных, особенно сложноцветных. Col. senecionis, Col. tussilaginis.

5. M e l a m p s o r e a e. Эцидии типа Caeoma (без перидия). Телейтоспоры образуют плоскую корочку под эпидермисом или под кутикулой. Melampsora, более 80 видов. Разнохозяйственные виды развивают эцидиальные спороношения на хвойных или на двудольных, а уредо- телейто- преимущественно на Salicaceae. Однохозяйственные на различных двудольных. Mel. pinitorqua — Caeoma на ветвях сосны, уредо-телейто- на листьях тополя. Mel. larici-populina — на листьях Larix (I) и Populus (II, III). Mel. Bostrupii — Caeoma на Mercurialis, уредо-телейто- на листьях осины. Однохозяйственные: Mel. amygdalina на Salix amygdalina, Mel. euphorbiae — на молочае, Mel. lini — на льне.

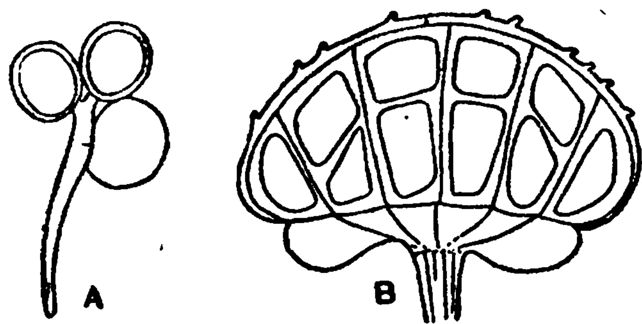


Рис. 302. Телейтоспоры. *A* — Uromycladium, несколько телейтоспор на одной ножке. *B* — Ravenelia, телейтоспоры склеены в головку на общей подставке из склеенных клеток-ножек, у основания телейтоспор находятся наполненные слизью пузыри — цисты.

Семейство Pucciniaceae. Более обширное семейство Pucciniaceae делится на большое количество триб, из которых укажем здесь только некоторые.

1. H e m i l e i e a e. Спорообразующие гифы высовываются наружу через устьица и образуют споры на поверхности тела хозяина. Исключительно тропическая группа. Hemileia vastatrix — паразит кофейного дерева. Desmella — на папоротниках.

2. R a v e n e l i e a e. Эцидии с перидием или без него, телейтоспоры одноклетные и тогда по нескольку на одной клетке-ножке или многоклетные, часто склеенные в головку на общей подставке из многих клеток-ножек. Обширная группа, преимущественно тропическая или субтропическая, главным образом на Leguminosae (рис. 302). Uromycladium — телейтоспоры одноклетные по нескольку штук на одной ножке. Ravenelia — телейтоспоры (большей частью

двуклетные) склеены в головку. У их основания — особые пузыри, наполненные взбухающей слизистой массой и называемые цистами. Каждая из них развивается из третьей (нижней) клетки телейтоспоры.

3. O c h r o p s o r e a e. Эцидии с перидием. Телейтоспоры образуют плоскую корочку под эпидермисом. Ножки у них слабо выражены. При прорастании они делятся на 4 клетки, дающие каждая по базидиоспоре (внутренняя фрагмобазидия). Ochropsora sorbi — эцидии на Anemone, уредо- и телейто- на рябине.

4. G y m n o c o n i e a e. Эцидии типа Caeoma. Уредоспоры часто отсутствуют, телейтоспоры свободные на ножках, одно- или двуклетные. Gymnoconia interstitialis (-opsis) — на костянике. Гаплоидный мицелий дает диффузное поражение. На нем развивается Caeoma. Телейтоспоры двуклетные, развиваются на местном диплоидном мицелии. Kunkelia nitens — на Rubus. Сходна с гаплоидной фазой Gymnoconia, но в Caeoma образуются споры, прорастающие фрагмобазидией (тип Endo-).

5. P h r a g m i d i e a e. Эцидии типа Caeoma, телейтоспоры свободные на ножках, большей частью трехклетные или многоклетные. Клетки телейтоспоры последовательно в базипетальном направлении отделяются от клетки-ножки. Все однохозяйственные, на Rosaceae. Phragmidium — телейтоспоры из нескольких клеток, расположенных друг за другом. Phr. subcorticium — на розах; Phr. rubi idaei — на малине и др. Triphragmium — телейтоспоры из трех клеток, расположенных две сверху и одна снизу. Triphr. ulmariae на Filipendula ulmaria.

6. G y m n o s p o r a n g i e a e. Эцидии с перидием, типа Roestelia. Уредоспоры отсутствуют, телейтоспоры большей частью двуклетные на длинных ножках, ослизняющихся и сливающихся в общую студенистую массу. Gymnosporangium. Около 40 видов. Разнохозяйственные -opsis. Эцидии на Pomoideae (семейство Rosaceae), телейтоспоры — на Juniperus. Gymn. juniperinum — эцидии на листьях яблони. Gymn. bermudianum — единственный однохозяйственный вид на Juniperus virginiana и J. barbadense.

7. P u c c i n i e a e. Наиболее обширная и распространенная у нас группа. Эцидии с перидием, телейтоспоры по одной на ножке, одноклетные или двуклетные.

Uromyces, около 550 видов. Телейтоспоры одноклетные. Имеются всевозможные типы развития. Распространены особенно на Leguminosae и Euphorbiaceae, но встречаются и на многих других покрытосеменных. Urom. fabae (Auto-Eu-) на Vicia faba; Urom. pisi (Hetero-Eu-), эцидии на Euphorbia, уредо- и телейто- на Pisum; Urom. scutellatus (Micro-) на Euphorbia; Urom. poae (Hetero-Eu-), эцидии на Ficaria, уредо-телейто- на Poa; Urom. ficariae (Micro-, на Ficaria). Puccinia, около 1800 видов. Особенно распространены на Gramineae, Cyperaceae, Liliaceae, Compositae, Umbelliferae. Теснейшим образом по строению примыкает к Uromyces, отличаясь от него двуклетными телейтоспорами. Последние образуются в результате деления одной материнской клетки (отличие от Phragmidieae, см. выше). Puccinia graminis (Hetero- Eu-) — эцидии на барбарисе или Mahonia, уредо- и телейто- на разных злаках. К P. graminis примыкает ряд других аналогичных видов Puccinia на злаках: P. triticina, P. dispersa, P. coronata, P. glumarum. Из других видов — Pucc. helianthi (Auto-Eu-) на подсолнечнике, Pucc. menthae (Auto-Eu-) на мяте, Pucc. malvacearum (Lepto-) на разных Malvaceae.

Как производный из Uromyces или Puccinia может рассматриваться Endophyllum (Endo-). End. sempervivi на Sempervivum.

8. P u c c i n i o s i r e a e. Телейтоспоры одноклетные и многоклетные, образуются цепочками, более или менее срастающимися своими боками. Большей частью тропические и мало изученные виды Pucciniosira, Trichopsora и др.

Практическое значение ржавчинников и борьба с ними. Наибольшее практическое значение имеет ржавчина хлебных злаков, представленная несколькими разнохозяйственными видами Puccinia. Они поражают листовые пластинки, влагалища, стебли и не затрагивают непосредственно зерен. Поэтому вред от

хлебной ржавчины менее очевиден, чем в случае головневых поражений, однако он не менее и даже более значителен. Он обусловливается расстройством функций и преждевременным отмиранием пораженных тканей и органов. К моменту появления спороношений ржавчины (через 5—7 дней после инфекции) листья злака обнаруживают значительное снижение фотосинтеза и резкое повышение дыхания и испарения. Вследствие этого продукция ассимилятов уменьшается, при одновременной большей трате их на дыхание. В связи с усилением испарения и токсическим действием ржавчины пораженные органы затем частично или полностью отмирают и засыхают. В результате указанных процессов уменьшается и преждевременно прекращается приток органических материалов к развивающимся зернам, и последние получаются более легковесными, щуплыми. Этот эффект может быть количественно различным в зависимости от степени и сроков заражения. Более обильные и ранние заражения (в стадии кущения и выхода в трубку) могут даже в такой степени ослабить растение, что оно совсем не разовьет зерен, тогда как если ржавчина сильно развивается только на более поздних стадиях наливания колоса, то урожай зерен получается, хотя и пониженного качества (более или менее щуплый). Сравнение урожаев по отдельным полям и районам в случае сильного развития ржавчины и в случае незначительного развития позволяет составить конкретное представление о размерах потерь, вызываемых этим явлением. У нас в СССР в области наибольшего распространения ржавчины на хлебах (Украина и Сев. Кавказ) потери от нее в 1933 г. были определены следующими цифрами: по озимой пшенице — 10 000 000 *ц*, по яровой пшенице — 2 500 000 *ц*, по овсу — 9 000 000 *ц*. Огромные потери отмечаются и в других странах. Например в Германии в 1891 г. (особенно ржавчинный) они определены в 30% урожая, что оценивается в 100 млн. долларов.

Важнейшие виды хлебных ржавчин. 1) Линейная ржавчина (Pucc. graminis) на всех основных хлебных злаках, 2) бурая листовая ржавчина пшеницы (Pucc. triticina), 3) бурая листовая ржавчина ржи (Pucc. dispersa), 4) желтая ржавчина (Pucc. glumarum) на разных хлебных злаках, но главным образом на пшенице, 5) корончатая ржавчина овса (Pucc. coronata avenae, иначе Pucc. coronifera), 6) карликовая ржавчина ячменя (Pucc. simplex). Все они развиваются на злаках в диплоидной фазе и принадлежат к разнохозяйственным видам (только для Pucc. glumarum эцидиальный хозяин до сих пор не установлен). Каждый вид в свою очередь распадается на более мелкие формы. У Pucc. graminis, Pucc. coronata и Pucc. glumarum различают биологические виды или специальные формы (formae speciales), приуроченные к тому или иному роду питающих растений. В свою очередь они разделяются на многочисленные биотипы. У других названных видов особых специальных форм не отличают и делят их прямо на биотипы (см. стр. 376). Будучи все разнохозяйственными, названные виды тем не менее по своей биологии могут быть разделены на две группы: 1) Pucc. graminis и Pucc. coronata нормально проходят полный цикл развития через посредство эцидиального хозяина. Уредоспоры их, как правило, не способны перезимовывать. 2) Pucc. triticina, Pucc. dispersa, Pucc. simplex и Pucc. glumarum могут перезимовывать посредством уредоспор или мицелия на озимях. Поэтому прохождение через эцидиального хозяина не является для них так необходимым.

Имеются некоторые различия и в подробностях развития отдельных видов.

Pucc. graminis: эцидиальный хозяин барбарис или Mahonia, на злаке — уредоспоры и к концу вегетации телейтоспоры. Последние обязательно зимуют, и базидиоспоры весной заражают барбарис.

Pucc. coronata: сходна по развитию с предыдущим видом. Эцидиальный хозяин — крушина.

Pucc. triticina: эцидии весной на Thalictrum, а в Сибири на Leptopyrum fumarioides. На злаке уредо- и телейтоспоры. Последние прорастают после зимовки.

Pucc. dispersa: эцидии на Anchusa или Lycopsis (сорняки из бурачниковых), на злаке уредо- и телейтоспоры. Последние без зимовки прорастают, и базидиоспоры еще осенью заражают эцидиального хозяина.

Pucc. simplex: эцидии на Ornithogalum (из лилейных). Телейтоспоры зимуют.

Pucc. glumarum: эцидиальный хозяин неизвестен. Зимовка посредством уредоспор.

По хозяйственному значению в условиях СССР безусловно на первом месте стоит Pucc. triticina, имеющая массовое распространение на Украине и Сев. Кавказе. Она поражает как яровые, так и особенно озимые пшеницы. Большое значение имеет также Pucc. coronata на овсе (Украина и Сев. Кавказ). Что касается Pucc. graminis, то хотя этот вид распространен повсеместно, но не имеет такой вредоносности у нас за исключением Дальне-Восточного края. Также сравнительно второстепенное значение имеют и другие из указанных видов, в том числе и Pucc. glumarum, которая в Зап. Европе является самым важным паразитом пшеницы. В Закавказьи имеет значение еще Pucc. maydis на кукурузе (эцидии на Oxalis).

Борьба с хлебной ржавчиной значительно сложнее, чем с головней. Для борьбы с Pucc. graminis и Pucc. coronata большое значение имеет уничтожение эцидиальных хозяев (барбариса и крушины). Эта мера предписана законом в некоторых странах Европы (Дания, Швеция, Норвегия). У нас также имеется аналогичная в этом направлении инструкция. Для других видов такое мероприятие не проводится, так как их эцидиальные хозяева принадлежат к очень распространенным формам и поэтому трудно искоренимым. Кроме того, их истребление не имело бы решающего значения, так как соответственные ржавчины могут сохраняться и без образования эцидиев. Однако нужно иметь в виду значение эцидиев как места образования новых биотипов (см. стр. 375). Поэтому и в этом случае борьбу с эцидиальными хозяевами нужно признать желательной. Из других мер против хлебной ржавчины имеют значение агротехнические мероприятия (ранний посев яровых, своевременная уборка озимых, лущение стерни, вспашка под зябь и т. д.), а также и прямая борьба путем опыливания посевов серным цветом (с аэропланов). Особенное же значение для борьбы со ржавчиной имеет селекционное выведение новых более стойких сортов.

Кроме разобранных хлебных ржавчин, немалое значение имеют и некоторые другие виды Uredinales. Из них можно указать на следующие. Cronartium ribicola — его эцидиальное спороношение развивается на стеблях Pinus cembra, Pinus strobus и некоторых других пятилистных сосен; уредо- и телейто- на Ribes. Этот гриб, родом из Сибири, занесен в Европу, а оттуда в Северную Америку, где получил массовое развитие на Pinus strobus, образующей там основные лесные насаждения. Под влиянием зимующего мицелия гриба ветви сосны утолщаются, происходит сильное скопление смолы, и в конце концов деревья погибают. Аналогичное значение для нашей сосны имеет другой вид Cronartium asclepiadeum и другая аналогичная эцидиальная стадия, у которой другой хозяин неизвестен (Peridermium pini). Оба они вызывают так называемый рак-серянку сосны.

Melampsora pinitorqua (Hetero-Eu-) на нашей сосне вызывает искривление молодых ветвей (сосновый вертун). Melampsora lini (Auto-Eu-) — важный паразит льна. Phragmidium subcorticium и Phr. rubi idaei, первый — ржавчина роз, а второй — малины. Pucc. helianthi (Auto-Eu-) — важный вредитель подсолнечника. Uromyces pisi (Hetero-Eu-) — на горохе; Urom. phaseoli (Auto-Eu-) — на фасоли и др. Нужно отметить еще тропическую Hemileia vastatrix — важнейший вредитель кофейных плантаций, в некоторых местах делающий невозможной эту культуру.

ЛИТЕРАТУРА

Allen, 1930—1935. Cytological study of heterothallism (Pucc. graminis, P. triticina, P. coronata, P. sorghi, Melampsora lini). Journ. Agr. Res., v. 40, 44, 45, 47, 49, 51.

Allen, 1935. A cytological Study of Puccinia malvacearum from sporidium to teliospore. Journ. Agr, Res., v. 51.

Andrus F. C., 1931. The mechanism of sex in Urom. appendiculatus. Journ. Agr. Res., v. 42.

Andrus, 1933. Sex and accesory cellfusion in the Uredineae. Journ. Wash. Acad., v. 23.
Arthur J. C., 1929. The plant rusts.
Arthur, 1907—1927. Uredinales. North Amer. Flora, v. 7.
Arthur, 1934. Manual of the rusts in United States and Canada. Lafayette, Indiana.
Ashworth, 1931. Puccinia malvacearum in monosporial culture. Trans. Brit. Myc., Soc., v. 16.
Blackman V. H., 1904. On the fertilisation... of the Urelineae. Ann. Bot., v. 18.
Blakman a. Fraser, 1906, Further studies on the sexuality of the Uredineae. Ann. of Bot., v. 20.
Brown, 1932. Diploidisation of haploid by diploid mycelium of Puccinia helianthi. Nature, v. 130.
Бухгейм и Лисицына, 1934. К вопросу о биотипах бурой листовой ржавчины пшеницы. Моск. обл. с.-х. станция полеводства, бюлл. № 1.
Christman A. H., 1905. Sexual reproduction in the rusts. Bot. Gaz., v. 39.
Christman, 1907, Alternation of generations and the morphology of the spore forms in the rusts. Bot. Gaz., v. 44.
Christman, 1907. The nature and development of the primary uredospore. Trans. Wisc. Acad. Sci., v. 15.
Colley, 1918. Parasitism, morphology and cytology of Cronartium ribicola. Journ. Agr. Res., v. 15.
Craigie J. H., 1927. Discovery of the function of the Pycnia. Nature, v. 120.
Craigie, 1931, An experimental investigation of sex in the rust fungi, Phytopathol., v. 21.
Grove W. B., 1913. The british rust fungi.
Dangeard, 1906. Les ancêtres des champignons supérieurs. Le Botaniste, v. 9.
Dietel, 1918. Ueber die wirtswechselnde Rostpilze. Zbl. Bakt., II Abt., Bd. 48.
Dietel P., 1928. Uredinales. Engler, Natürl. Pflanzenfam. B. 6.
Dodge, 1924. Uninucleated aecidiospores in Caeoma nitens and associated phenomena. Journ. Agr. Res., v. 27.
Dodge a. Gaiser, 1926. The question of nuclear fusions in the blackberry rust, Caeoma nitens. Journ. Agr. Res., v. 32.
Dodge B. O., 1929. Cytological evidence bearing of the sexuality and origin of life-cycles in the Uredineae. Proc. Intern. Congr. Pl. Sci. 1926.
Eriksson, 1894. Über die Specialisierung des Parasitismus bei den Getreiderostpilzen. Ber. d. Dsch. bot. Gesellsch., Bd. 12.
Eriksson, 1918. Fortgesetzte Studien über die Spezialisierung des Getreideschwarzrostes (Pucc. graminis). Zbl. Bakt., II Abt. Bd. 48.
Fischer R., 1904. Die Urelineen der Schweiz.
Gassner u. Straib, 1932. Über Mutationen in einer biologischen Rasse von Puccinia glumarum tritici. Zschr. indukt., Abst. u. Vererbungslehre, Bd. 63.
Гречушников, 1936. Токсины ржавчины. Доклады Акад. наук, т. II, № 8.
Grove, 1913. The evolution of the higher Uredineae. New Phytologist, v. 12.
Hariot, 1908. Les Uredinées. Paris.
Jackson H. S., 1931. Present evolutionary tendencies and the origin of life-cycles in the Uredinales. Mem. Torr. Bot. Club, v. 18.
Jaczewski. 1910. Studien über das Verhalten des Schwarzrostes des Getreides in Russland. Zschr. f. Pflanzenkrankh., Bd. 20.
Janchen, 1923. Stellung der Uredineen und Ustilagineen in System der Pilze. Österr. bot. Zschr., Bd. 72.
Johnson, Newton a. Brown, 1932. Hybridisation of Puccinia graminis tritici with Pucc. graminis secalis and Pucc. graminis agrostis. Scientific Agriculture, v. 13.
Johnson a. Newton, 1938. The origin of abnormal rust characteristics through the inbreeding of physiologic races of Puccinia graminis tritici. Canadian Journ. of Research., v. 16.
Klebahn H., 1904. Die wirtswechselnde Rostpilze.
Klebahn H., 1914. Uredineen. Kr.-fl. Mark Brandenburg.
Кокин и Тумаринсон, 1934. К вопросу о физиологическом обосновании вредоносности ржавчины. Тр. по защите растений, 2-ая серия, вып. 6.
Купревич, 1934. К физиологии больного растения. Изд. Акад. наук.
Курсанов Л. И., 1915. Морфологические и цитологические исследования в группе Uredineae. Ученые записки Моск. университета.
Курсанов Л. И., 1916. К истории развития ржавчинников с повторным образованием эцидиев. Журнал Русского ботанического общества, т. I.
Курсанов Л. И., 1922. Recherches morphologiques et cytologiques sur les Uredinées. Bull. Soc. Nat. Moscou, v. 31.
Курсанов Л. И., 1923. К морфологии Uredineae. Труды секции микологии Русского ботанического общества.
Курсанов, Цешинская и Клюшникова, 1936. О строении и развитии некоторых малоизученных Uredinales с Дальнего Востока. Бюлл. Моск. Общества Испытателей Природы, т. 45, № 2.
Курсанов и Медведева, 1938. Влияние Chrysomyxa pirolae на строение и функции питающего растения (Pirola rotundifolia), Бюлл. Московского общества испытателей природы, т. 47.

Levine, Moses a. Cotter, 1931. A synthetic production of Puccinia gramini hordei. Phytopathol., v. 21.
Lindfors, 1924. Studien über den Entwicklungsverlauf bei einigen Rostpilzen auf zytologischen und anatomischen Gesichtspunkten. Svensk Bot. Tidskrift, Bd. 18.
Liro, 1908. Uredineae fennicae. Helsingfors.
Maire, 1911. La biologie des Urédinales. Progressus rei botan., v. 4.
Maresquelle, 1930. Etudes sur le parasitisme des Uredinées. Ann. Sci. nat. Bot., v. 12.
Mordvilko, 1926. Die Evolution der Zyklen und die Heterocie bei den Rostpilzen. Zbl. Bakt, II Abt. Bd. 66. Mordvilko, 1925. Anolocyclische Uredinales und ihre Ursprung. Biolog. Centralbl., Bd. 45.
Moreau M-me, 1913. Les phénomènes de la sexualité chez les Uredinées. Le Botaniste, v. 13.
Newton, 1922. Studies in wheat stem rust (Pucc. graminis tritici). Transact. Roy. Soc. Canada, v. 16.
Newton, Johnson a. Brown, 1930. A preliminary Study on the hybridisation of physiologic forms of Pucc. graminis tritici. Scient. Agriculture, v. 10. Newton, 1931. Hybridisation between Pucc. graminis tritici and Pucc. graminis secalis. Phytopathol., v. 27.
Newton a. Johnson, 1932. Specialisation and hybridisation of wheat stem rust, Pucc. graminis tritici. Dep. of Agriculture Dominion of Canada, Bul. N 160.
Newton a. Johnson, 1936. Striple rust, Puccinia glumarum in Canada. Canad. Journ. of Research., v. 14.
Newton, Johnson a. Thorvaldur, 1937. Production of uredenia and telia of Pucc. graminis on Berberis vulgaris. Nature, v. 139.
Orton C. R., 1917. A worning hypotesis of the origin of rusts with special reference to the heteroecism., Bot. Gaz, v. 84.
Ржавчина зерновых культур. Работа 1-ой конференции по борьбе с ржавчиной. 1939.
Plowright, 1884. A monograph of British Uredineae and Ustilagineae. London.
Рихтер, Дворецкая, Гречушников, 1929. Транспирация и дезассимиляция растений, пораженных ржавчиной. Журнал опытн. агрономии Ю. В., т. VII, № 2.
Русаков, 1926, 1927. Несколько работ по биологии ржавчинных грибов в «Материалах по микологии и фитопатологии».
Sappin-Trouffy, 1896. Recherches histologiques sur la famille des Urédinées. Le Botaniste, v. 5.
Stakman, 1914. A study in cereal rusts physiological races. University Minnesota Agricult., Exp. Sta. Bull., № 138.
Stakman a. Piemeisel, 1917. Biologic forms of Puccinia graminis of cereals and grasses. Journ. Agr. Res., v. 10.
Stakman a. Levine, 1922, The determination of biologic forms of Puccinia graminis on Triticum sp.. Univ. Minnesota, Exp. Sat. Bull., № 8.
Stakman, 1927. Racial specialisation on plant diease fungi. Lectured on Plant Pathology and Physiology in Relation to Man. Philadelphia.
Stakman, Levine a. Cotter, 1930. Origin of physiologic forms of Puccinia graminis through hybridisation and mutation. Scient. Agriculture, v. 10.
Stakman, Levine, Christensen, Isenbeck, 1935. Die Bestimmung der physiologischen Rassen pflanzen-pathogener Pilze. Nova Acta Leopoldina, Bd. 3, № 13.
Sydow P. et H., 1904—1924. Monographia Uredinearum, vol. I—IV.
Траншель, 1904. О возможности предугадывания биологии разнодомных ржавчинных грибов на основании морфологических признаков. Труды СПБ О-ва естествоиспытателей, т. XXXV.
Transchel, 1910. Die auf Gattung Euphorbia auftretenden autöcischen Uromyces-Arten. Ann. mycol., v. 8.
Траншель, 1934. Промежуточные хозяева ржавчины хлебов и их распространение в СССР. Труды по защите растений, 2-я серия, вып. 5.
Траншель, 1935. Puccinia cynodontis, многоядный ржавчинный гриб. Советская ботаника.
Траншель. Обзор ржавчинных грибов СССР. Изд. Акад. наук. Печатается.
Вавилов, 1935. Учение об иммунитете растений. Ленинград.

ОБЩИЙ ОБЗОР ФИЛОГЕНЕЗА БАЗИДИОМИЦЕТОВ

Выше, при рассмотрении отдельных групп базидиальных грибов указывалось на их филогенетические связи. Поэтому здесь можно ограничиться подведением итогов.

Несомненно установленная гомология сумки и базидии заставляет предполагать общее происхождение аскомицетов и базидиомицетов. Для первых довольно ясно происхождение сумки из зародышевого спорангия зигомицетов, и сами они хорошо связываются с ними целыми рядами переходных форм (см. стр. 245). Для базидиомицетов дело значительно труднее. Переходных форм

к зигомицетам здесь неизвестно, да и сама базидия значительно отличается по месту спорообразования от зародышевого спорангия. Однако довольно вероятно, что базидиомицеты также берут свое начало от зигомицетов. При их эволюции зародышевый спорангий последних должен был выработать экзогенное развитие спор подобно тому, что и сейчас можно видеть в мицелиальных спорангиях семейства Choanephoraceae из мукоровых[1].

При указанных представлениях неразделенная холобазидия должна рассматриваться как первичная.

Среди холобазидиомицетов как наиболее примитивные нужно рассматривать формы, группирующиеся около рода Corticium, такие как Hypochnus, Peniophora и др. У некоторых из них полностью отсутствует плодовое тело, у других оно слабо развито, и гимений еще не имеет типичного сложения. От таких примитивных форм в одну сторону могла эволюционировать более специализированная паразитная ветвь Exobasidiales, а в другую — главная масса холобазидиальных грибов: порядки гимено- и гастеромицетов. Если рассматривать семейства гименомицетов, устанавливаемые в общем на основании строения и развития плодового тела, как естественные группы, то можно отметить, что они обнаруживают значительный параллелизм в эволюции, хотя и находятся на разной высоте как своими высшими представителями, так и низшими. Указанные явления можно истолковать таким образом, что эти современные семейства представляют боковые ответвления основной восходящей ветви гименомицетов, берущие начало на разной высоте ее.

Как было указано выше, вопрос об естественности принятых здесь семейств гименомицетов является спорным. Некоторые другие авторы придерживаются иной классификации, строя ее главным образом на развитии базидий (стихо- и хиастобазидиальные). Если бы такие представления (далеко не достаточно обоснованные) и были правильными, то они мало меняли бы основное высказанное здесь положение об эволюции ветви гименомицетов в целом, происходящей в связи с приспособлением к увеличению продукции и активному рассеиванию спор.

Что касается гастеромицетов, то они имеют, возможно, двойственное происхождение: с одной стороны, непосредственно от низших холобазидиальных грибов в связи с переходом к подземному существованию, а с другой стороны, — от Agaricaceae. При этом гемиангиокарпность последних могла превратиться в ангиокарпность. Между Agaricaceae и гастеромицетами и сейчас имеются переходные формы в этом направлении.

Подкласс фрагмобазидиомицетов, согласно принятым здесь представлениям, не может толковаться как примитивный (Protobasidiomycetes Брефельда). Его следует рассматривать как ветвь, хотя и уклонившуюся в сторону, но берущую начало от низших холобазидиальных грибов, как и гименомицеты. Эволюция фрагмобазидиального ряда имеет в основе особый тип развития базидии. Если у холобадизиомицетов она вполне соответствует материнской клетке, т. е. зародышевому спорангию, вынесшему спорообразование на поверхность, то у фрагмобазидиомицетов (иначе гетеробазидиомицетов) базидия получает более сложное развитие и состоит в готовом виде из гипобазидии, соответствующей тому, что имеется у холобазидиомицетов, и вторично вырастающей эпибазидии (см. стр. 309). Такая эпибазидия представлена у дакриомицетов в виде двух толстых ветвей на вершине цилиндрической гипобазидии; то же имеется у Tulasnella, но базидии ее имеют по четыре недлинных, но толстых выроста, составляющих эпибазидию. В обоих указанных случаях и некоторых других базидия остается неразделенной, но дальнейшее развитие ее выростов должно было повлечь и деление ее на отдельные клетки. В этом отношении Tulasnella представляет прямой переход от холобазидиальных к Tremellales с их уже разделенной продольно базидией. С Tremellales связываются Auri-

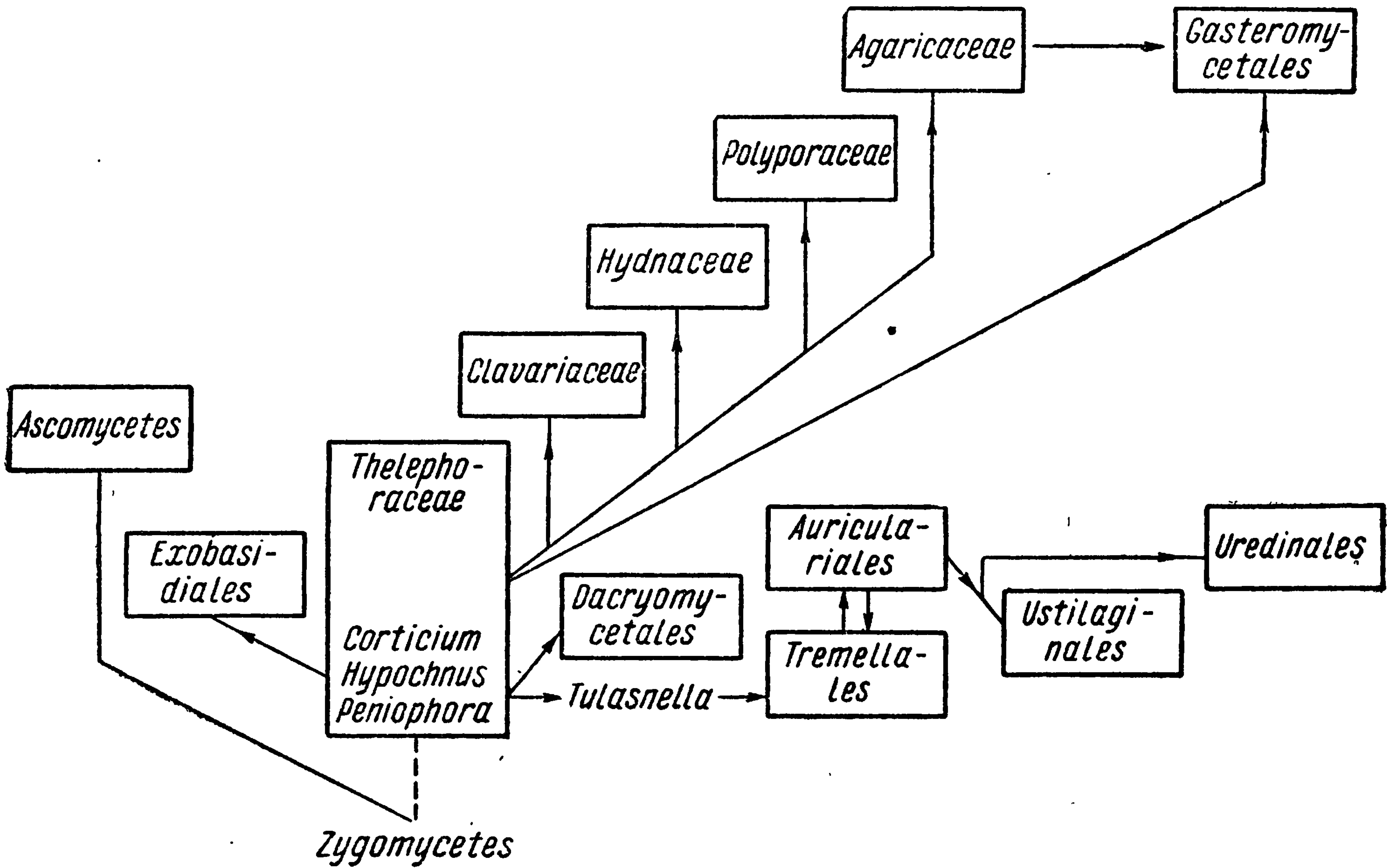
[1] К сожалению, для таких мукоровых с экзогенным спорообразованием отсутствуют данные по прорастанию зигот. А между тем они были бы очень важны для освещения вопроса о происхождении базидии.

culariales с их поперечно разделенной эпибазидией. Выше уже было указано, что этому различию обеих групп нельзя придавать большого значения ввиду общего большого сходства их и наличия переходов в строении базидий (см. стр. 350).

Tremellales и Auriculariales представлены в основном сапрофитами с примитивными плодовыми телами слизистой консистенции. От них, особенно от Auriculariales, выводятся высоко специализированные паразитные группы: головневые и ржавчинные.

В связи с паразитизмом у них отмечается некоторая редукция в виде утраты плодовых тел, бывших у предков, но вместе с тем и ряд специальных приспособлений. Гипобазидия их развивается в виде покоящейся споры (головневая спора и телейтоспора), как это намечается кое-где и у Auriculariales, и лишь позднее из нее вырастает вытянутая трубковидная эпибазидия. В соответствии с своей формой она делится поперечно на четыре клетки и представляет по существу фрагмобазидию. Особенно много новых черт в связи с условиями паразитного существования наблюдается у ржавчинных. Для них характерно обилие различных спороношений, представленных как на гаплоидном, так и на диплоидном мицелии. Также и со стороны паразитизма Uredinales стоят на наиболее высокой степени приспособления и могут рассматриваться как конечный член эволюционного ряда фрагмобазидиомицетов.

Изложенные представления о филогенезе базидиомицетов могут быть иллюстрированы следующей схемой:



Глава пятая

FUNGI IMPERFECTI — НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ

Огромная группа так называемых несовершенных грибов (Fungi imperfecti, Deuteromycetes), насчитывающая до 25 тысяч описанных видов, **объединяет такие грибные формы, которые по характеру своего многоклеточного мицелия должны быть отнесены к высшим грибам (аскомицетам или базидиомицетам), но у которых не обнаружено соответственных высших спороношений.**

Несовершенные грибы представляют иногда совершенно стерильные грибницы без каких-либо органов размножения или образующие оидии, иногда почкующиеся (см. например дрожжевидные грибы, стр. 244). Чаще же на них развиваются различные конидиальные спороношения: отдельные конидиеносцы, коремии, ложа, пикниды. По своему происхождению большинство несовершенных грибов, вероятно, относится к сумчатым грибам, где вообще особенно широко распространены конидиальные стадии. Выше при описании отдельных групп аскомицетов, особенно Sphaeriales, неоднократно указывались присущие им конидиальные спороношения под теми самостоятельными названиями, какие им давались раньше, до установления связи с соответственной сумчатой стадией. Однако для огромного большинства такой связи не установлено, и они представляют истинные Fungi imperfecti. Вероятно, для многих из них такое положение есть лишь временное до более подробного изучения, но, с другой стороны, вполне допустимо, что многие совершенно утратили способность развивать высшие спороношения.

Группа Fungi imperfecti несомненно искусственная. Основная систематическая единица — вид — здесь не всегда имеет обычное значение, так как иногда под разными видовыми названиями могут скрываться лишь разные стадии одного и того же гриба. Это можно видеть например у Gnomonia veneta. У этого сумчатого гриба (из Sphaeriales), по исследованиям Клебана (1905), может развиваться последовательно до семи различных конидиальных спороношений, которые по аналогии с другими должны были бы быть отнесены не только к разным видам, но и родам, семействам и даже порядкам. Далее, нередко наблюдается, что близкие в сумчатом состоянии виды имеют весьма неодинаковые конидиальные спороношения. Например, у представителей рода Mycosphaerella (из Sphaeriales), по данным Потебни (1908), конидиальные стадии относятся к семи различным «родам» несовершенных грибов, относимых к разным семействам и порядкам Fungi imperfecti. Наоборот, близкие конидиальные состояния могут принадлежать к грибам, далеким по высшим стадиям. Так, несовершенный гриб, описанный под именем Gloeosporium nervisequum относится к Gnomonia veneta (Sphaeriales), а сходный с ним Gloeosporium ribis относится к Pseudopeziza ribis (Pezizales). Еще резче то же можно видеть на примере конидиального состояния, называемого Oedocephalum. Оно встречается у Cunninghamella (Mucoraceae), Peziza vesiculosa (Pezizaceae), Fomes annosus (Polyporaceae).

На основании подобных расследованных уже фактов можно думать, что и во многих других случаях, где такого расследования не произведено, имеют место подобные же отношения. Поэтому в группе Fungi imperfecti основные систематические единицы (вид, род и т. д.) имеют весьма условное значение, и группировки их, производимые на основании морфологических признаков, не могут выражать их действительных родственных отношений. Тем не менее такие группировки практически необходимы ввиду обширности группы, но они представляют типичный пример искусственной систематики. У различных авторов она не вполне одинакова. Первой и до сих пор наиболее распространенной из них является система, предложенная Саккардо. Он делит Fungi imperfecti на три порядка: 1) Hyphomycetales, 2) Melanconiales 3) Sphaeropsidales. К первому относятся стерильные или почкующиеся грибницы, и особенно те, которые развивают конидии на отдельно стоящих конидиеносцах или на соединенных в коремии. Ко второму относятся формы, развивающие ложа конидиеносцев. К третьему — те, которые развивают пикниды. В свою очередь эти порядки (кроме Melanconiales) делятся каждый на несколько семейств на основании главным образом строения всего спороношения. Из других систем Fungi imperfecti можно указать на систему нашего миколога Потебни (1908). Обращая внимание на то, что между тремя основными порядками Саккардо нельзя провести резкой границы и что они объединяют весьма разнородные формы, он предлагает несколько иное деление.

О соотношении этих двух систем может дать представление следующая таблица.

Порядки Саккардо	Семейства		Порядки Потебни
1. Hyphomycetales	1. Mucedinaceae	мицелий и споры бесцветные	1. Hyphales
	2. Dematiaceae	мицелий или споры темноокрашенные	
	3. Stilbaceae	конидиеносцы соединены в коремии	2. Coremiales
	4. Tuberculariaceae	конидиеносцы расположены слоем на поверхности ложа более или менее рыхлого строения	3. Acervulales *
2. Melanconiales	1. Melanconiaceae	конидиеносцы расположены слоем на поверхности ложа более плотного псевдопаренхиматического характера	
3. Sphaeropsidales	1. Leptostromaceae	пикниды темные, приплюснутые, щитовидные, без отверстия, с круглым или щелевидным отверстием	4. Pseudopycnidiales **
	2. Excipulaceae	пикниды темные, при созревании блюдцевидные, широко раскрывающиеся	
	3. Nectrioidaceae	пикниды светлоокрашенные шаровидные,	5. Pycnidiales
	4. Sphaerioidaceae	пикниды шаровидные, темные	

Как видно из таблицы, системы Саккардо и Потебни не отличаются коренным образом друг от друга, так как обе исходят из одинаковых семейств, различно лишь объединяя их в порядки [1]. Что касается разделения на семейства, то, признавая отмеченную выше искусственность их, следует отметить, что некоторые из них все-таки объединяют, повидимому, формы, в большинстве связанные родством. Таковы особенно семейства из порядка Sphaeropsidales. Из них семейства Leptostromaceae и Excipulaceae характеризуются темными приплюснутыми или широко открытыми пикнидами, напоминающими аскокарпы некоторых групп дискомицетов, особенно Phacidiales. Во многих случаях действительно установлена генетическая связь между ними. Семейство Nectrioidaceae по светло окрашенным пикнидам напоминает Hypocreales, и во многих случаях его представители генетически связываются с ними. Наконец, семейство Sphaerioidaceae напоминает шаровидными черными пикнидами перитеции Sphaeriales. Во многих случаях здесь также устанавливается генетическая связь. В пределах семейств роды группируются в трибы по схеме, предложенной Саккардо, не всегда может быть отражающей их филогенетическую близость, но удобной в практическом отношении для определения и для обзора всего разнообразия их. Схема эта основывается на окраске конидий, с одной стороны, и их строении, с другой, — т. е. форме, а также количестве и расположении перегородок. Не во всех семействах представлены все ниже приводимые группы.

* От acervulum, как называется ложе.

** Приплюснутые или блюдцевидные пикниды, свойственные двум относящимся сюда семействам, называются также псевдопикнидами; они представляют переход к ложу Acervulales.

[1] Сильнее отличается от них система Höhnel'я (1911 и 1923), но и она исходит из того же приблизительно разделения на семейства, придавая большее значение для более мелких подразделений строению спороношения, присутствию или отсутствию отверстия в пикниде и др.

Схема внутрисемейственных группировок родов Fungi imperfecti по Саккардо

I. Конидии шаровидные, яйцевидные или короткоцилиндрические	
1. Конидии без перегородок, одноклетные	*Amerosporae*
A. Конидии бесцветные	*Hyalosporae*
B. Конидии окрашенные	*Phaeosporae*
2. Конидии с одной поперечной перегородкой, двуклетные	*Didymosporae* (*Dimerosporae*)
A. Конидии бесцветные	*Hyalodidymae*
B. Конидии окрашенные	*Phaeodidymae*
3. Конидии с двумя и более поперечными перегородками	*Phragmosporae*
A. Конидии бесцветные	*Hyalophragmiae*
B. Конидии окрашенные	*Phaeophragmiae*
4. Конидии с поперечными и продольными перегородками (так называемые муральные)	*Dictyosporae*
A. Конидии бесцветные	*Hyalodictyae*
B. Конидии окрашенные	*Phaeodictyae*
II. Конидии сильно удлиненные — червеобразные, нитевидные, веретеновидные, одноклетные или многоклетные, бесцветные или окрашенные	*Scolecosporae*
III. Конидии спирально изогнутые, одноклетные или многоклетные, бесцветные или окрашенные	*Helicosporae*
IV. Конидии звездчатые, одноклетные или многоклетные, бесцветные или окрашенные	*Staurosporae*

Fungi imperfecti чрезвычайно распространены в природе и превосходят все остальные группы не только числом видов, но и особенно числом особей. Они встречаются как в сапрофитных, так и в паразитных условиях, и многие являются возбудителями весьма важных болезней растений. Как было указано выше (стр. 276) для различных сумчатых паразитных грибов, их паразитное состояние протекает часто в конидиальной стадии, а сумчатое спороношение развивается уже на отмерших органах, иногда только после зимовки, и вообще не столь распространено, и иногда наблюдается даже редко. В соответствии с этим и Fungi imperfecti как конидиальные стадии преимущественно сумчатых грибов особенно типичны в качестве паразитов на растительных органах.

Ниже для примера приводится перечисление некоторых наиболее важных видов, расположенных по семействам.

ПОРЯДОК HYPHOMYCETALES

1. Семейство Mucedinaceae (рис. 303). Конидиеносцы, расположенные по одиночке, а если группами, то не сросшиеся. Мицелий и споры бесцветные или светло окрашенные.

1. M o n i l i a (рис. 303, *3*). Гриб образует подушечки из рыхлого сплетения гиф, концы которых развиваются в простые или ветвящиеся цепочки крупных, одноклетных овальных конидий. Кроме M. cinerea и M. fructigena, представляющих конидиальные стадии Sclerotinia (см. стр. 299), сюда относится и несколько других видов, большей частью сапрофитных. Можно упомянуть M. sitophila (конидиальная стадия пиреномицета Neurospora) и M. humicola (сумчатая стадия неизвестна), развивающие оранжевожелтоватые спороношения. Monilia sitophila интересна особенно высокой стойкостью к температурным воздействиям. Поэтому она развивается иногда внутри недостаточно пропеченного хлеба, вызывая его порчу.

2. B o t r y t i s (рис. 303, *10*). Конидиеносцы ветвящиеся, несущие на концах ветвей головку одноклетных спор. Большой род, куда относятся главным образом сапрофитные виды. Из паразитов особенно распространен B. cinerea. Под этим именем известна, во-первых, конидиальная стадия Sclerotinia fuckeliana (см. стр. 300), а кроме того, повидимому, целый ряд других форм, не связанных с Sclerotinia и встречающихся на различных, особенно

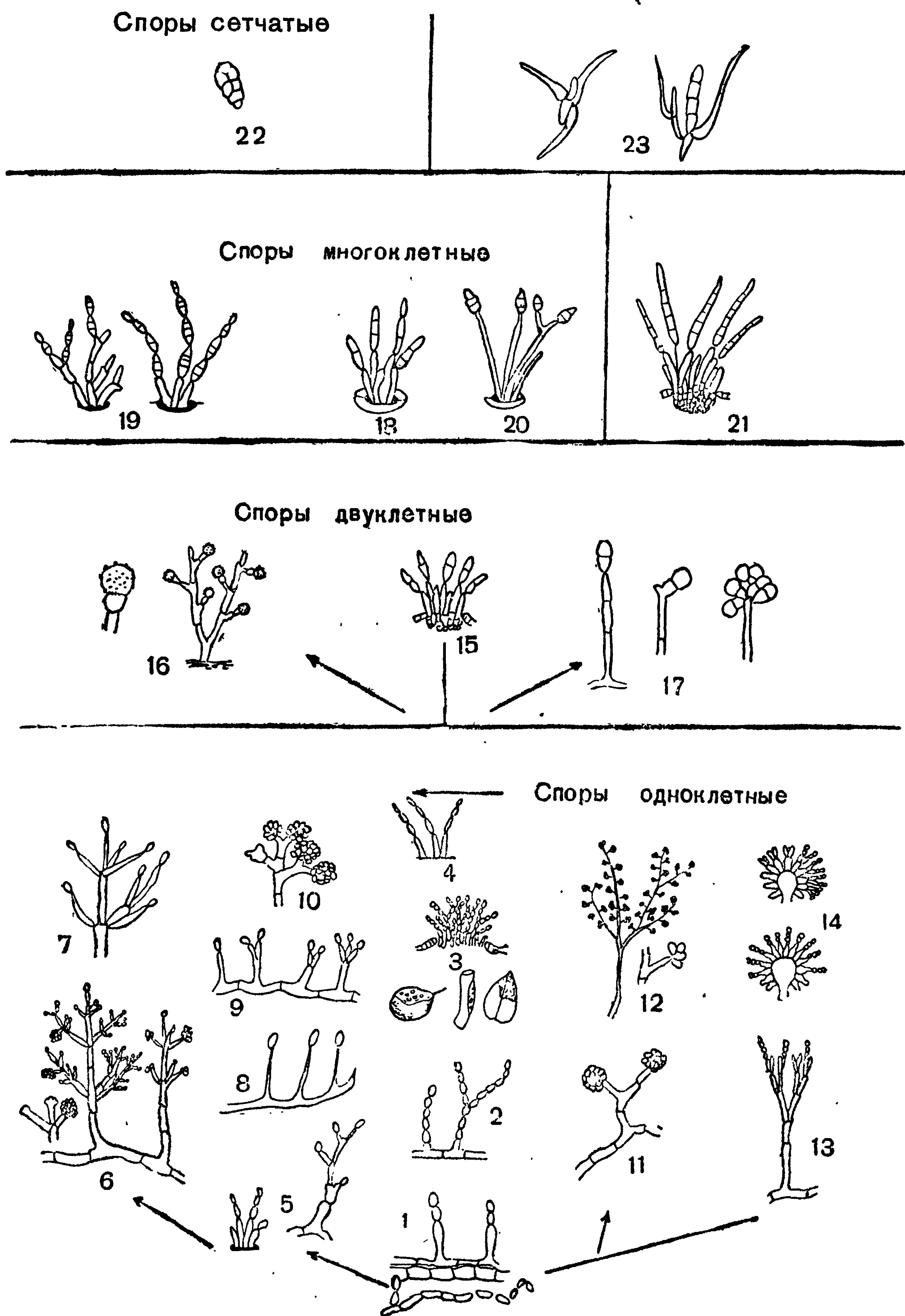
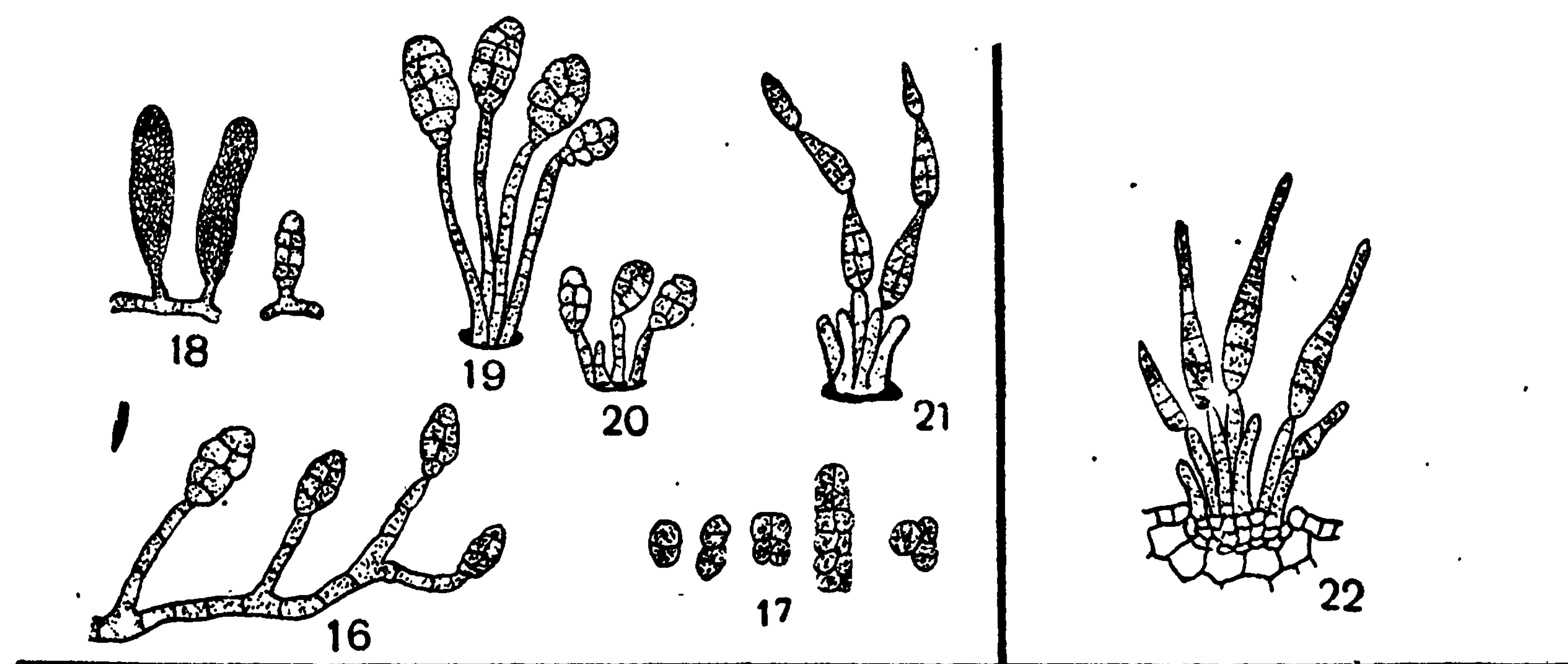
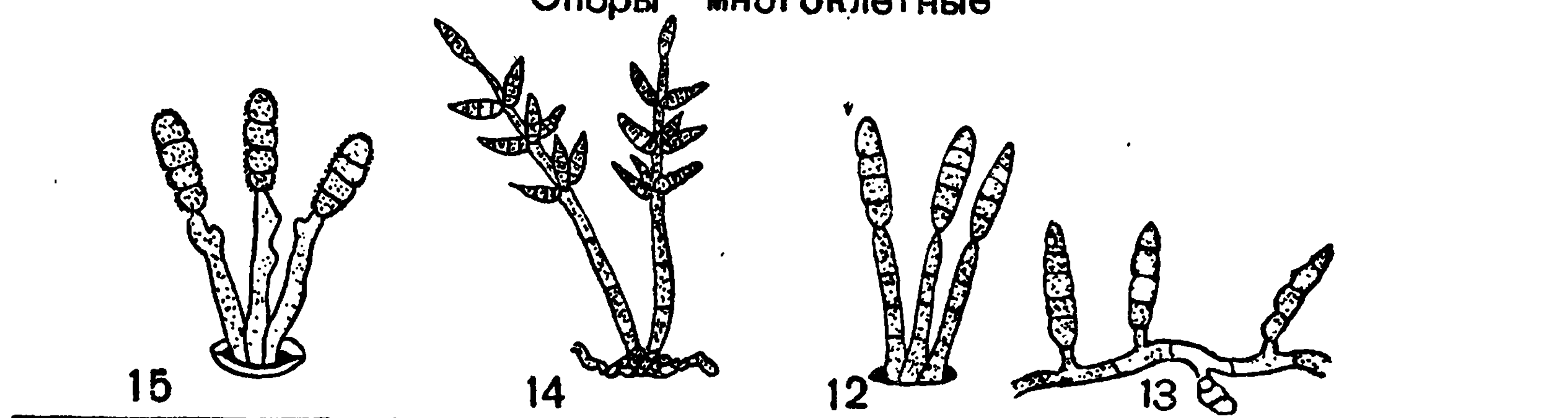


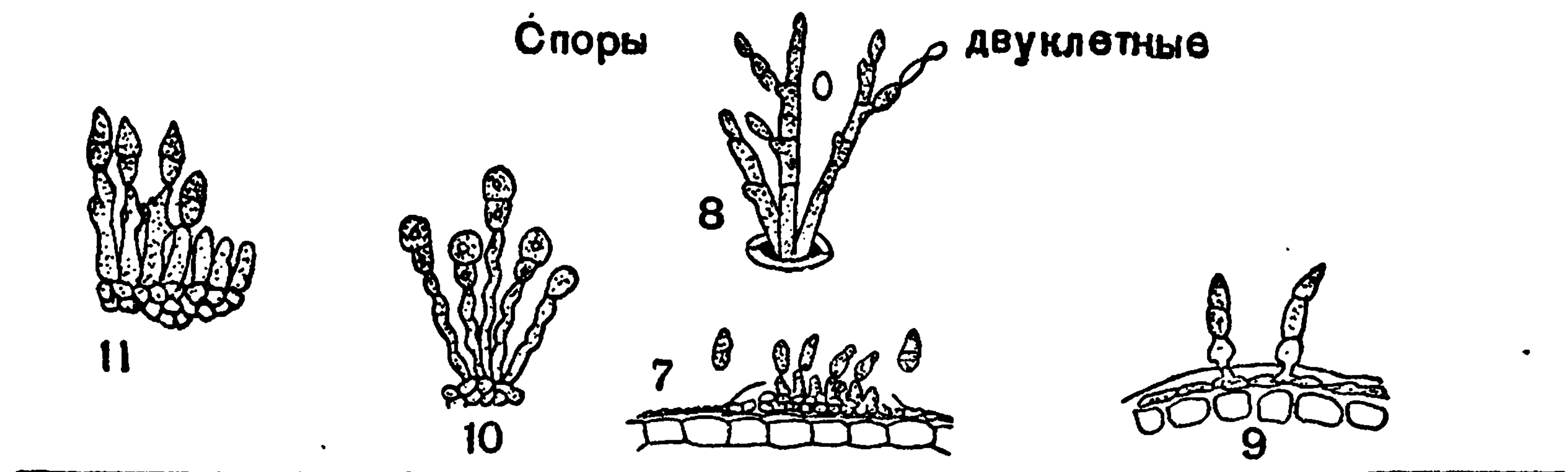
Рис. 303. Важнейшие формы Mucedinaceae (схемы). Споры гиалиновые или светлоокрашенные: *1* — Oidium; *2* — Oospora; *3* — Monilia; *4* — Fusidium; *5* — Ovularia; *6* — Acrostalagmus; *7* — Verticillium; *8* — Acremonium; *9* — Sporotrichum; *10* — Botrytis; *11* — Cephalosporium; *12* — Botryosporium; *13* — Penicillium; *14* — Aspergillus (снизу) и Sterigmatocystis (сверху); *15* — Didymaria; *16* — Mycogone; *17* — Cephalothecium; *18* — Ramularia; *19*—Septocylindrium; *20*—Piricularia; *21*—Cercosporella; *22*—Hyalodema; *23*—Titaca.

на ослабленных растениях. Кроме того: B. allii — на луке, B. anthophila — на цветах красного клевера.

3 и 4. Aspergillus и Penicillium (рис. 303, *13* и *14*). Из большого количества видов этих родов только у меньшинства известны сумчатые спороношения (см. стр. 252); большинство же известно только в конидиальном состоянии, т. е. формально должно быть отнесено к Fungi imperfecti. Огромное большинство их сапрофиты (плесени).







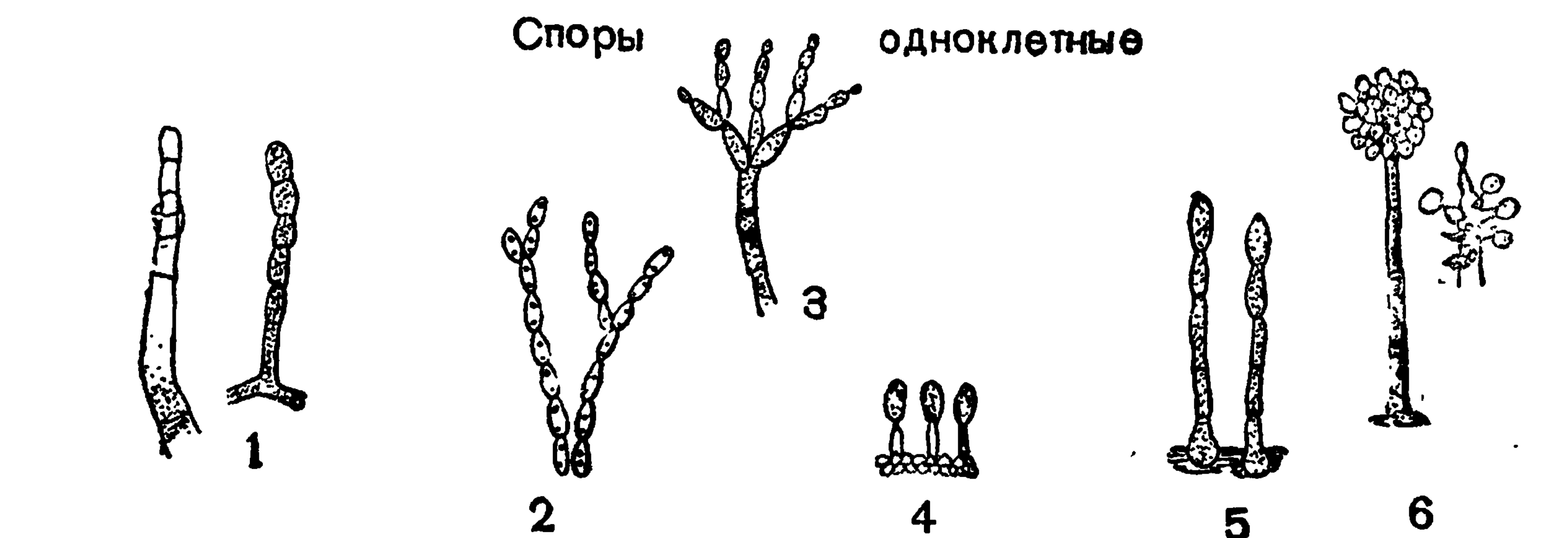


Рис. 304. Важнейшие формы Dematiaceae (схемы). Споры или конидиеносцы темноокрашенные: *1* — Thielavia; *2* — Torula; *3* — Hormodendrum; *4* — Coniosporium; *5* — Moniliochaete; *6* — Periconia; *7* — Fusicladium; *8* — Cladosporium; *9* — Cycloconium; *10* — Polythrincium; *11* — Scolecotrichum; *12* — Helminthosporium; *13* — Clasterosporium; *14* — Spondylocladium; *15* — Heterosporium; *16* — Stemphylium; *17* — Coniothecium; *18* — Sporodesmium; *19* — Macrosporium; *20* — Mystrosporium; *21* — Alternaria; *22* — Cercospora.

5. Oedocephalum (рис. 29, *1*). Конидиеносцы шаровидно вздутые на конце, где несут головку сидячих одноклеточных спор. Сапрофиты.

6. Verticilium (рис. 303, *7*). Конидиеносцы мутовчато разветвленные. На концах разветвлений образуются конидии или одиночно, или при последовательном образовании склеивающиеся в небольшие головки. Боль-

шинство видов — сапрофиты, но некоторые известны как паразиты. Среди последних можно указать Vert. albo-atrum и Vert. dahliae. Они поселяются в сосудах высших растений и вызывают у них очень характерное заболевание, носящее название увядания (английское название «вилт»). Оба распространены у нас в Средней Азии на хлопчатнике, где вызывают медленно протекающий хронический вилт[1]. Vert. albo-atrum вызывает у нас в средней полосе аналогичное заболевание картофеля.

7. Trichoderma. Конидиеносцы 2—3 раза разветвленные и развивают на конечных разветвлениях конидии, собранные в округлые головки. Trichoderma lignorum широко распространена в почве, где является энергичнейшим разрушителем целлюлозы. Этот вид интересен еще своим антагонистическим действием по отношению к некоторым другим почвенным грибам, в том числе и к паразитным, как Rhizoctonia, Pythium и др., которых он вытесняет, оздоровляя таким образом почву.

8. Trichothecium. Конидиеносцы неразветвленные, несущие на конце головку двуклетных конидий. Сапрофиты. Tr. roseum вызывает иногда гниль различных плодов при их хранении.

Следующие нижеприводимые виды сем. Mucedinaceae представлены довольно типичными паразитами на листьях растений, где вызывают местные отмирания тканей (пятнистость листьев). Мицелий их эндофитный и наружу выступают только конидиеносцы. Они короткие, большей частью неветвящиеся и высовываются обыкновенно пучками через устьица.

9. Ovularia (рис. 303, *5*). Конидии одноклетные, круглые или овальные, образуются нередко цепочками. Ov. Schröteri на листьях манжетки. У этого вида установлена и сумчатая стадия—Mycosphaerella alchemillae. Ov. pulchella—на различных злаках, Ov. bistortae — на Polygonum bistorta и др.

10. Ramularia (рис. 303, *18*). Большой род (около 450 видов), отличается от предыдущего формой конидий: они более вытянутые, иногда почти цилиндрические и имеют 1 или несколько поперечных перегородок. Конидии также могут развиваться цепочками. Ram. Tulasnei (сумчатая стадия — Mycosphaerella fragariae) на землянике, Ram. cynarae на артишоках, Ram. rhei, Ram. medicaginis и др. Ram. uredinis и Ram. coleosporii интересны тем, что паразитируют на уредо- и телейтоспороношениях ржавчинных грибов (первая на Melampsora, вторая на Coleosporium).

11. Cercosporella (рис. 303, *21*). Характеризуется формой конидий. Они многоклетные, сильно вытянуты, кверху нитевидно-суживающиеся. Развиваются одиночно (цепочек не образуется). Cerc. primulae на листьях Primula.

2. Сем. Dematiaceae (рис. 304). Конидиеносцы, расположенные по одиночке, или если и группами, то не сросшиеся в коремии. Споры, конидиеносцы и мицелий — темноокрашенные; редко что-нибудь из них бесцветно.

1. Cladosporium (рис. 304, *8*). Конидиеносцы оливкового цвета, слабо ветвящиеся, несущие на концах по одной двуклетной конидии. Сапрофиты или факультативные паразиты. C. herbarum на разных растениях, особенно злаках (черно-оливковая плесень на листьях, соломе и колосьях в сырую погоду). C. gossypii и C. sphaerospermum являются серьезными вредителями хлопкового волокна в Средней Азии.

2. Fusicladium (рис. 304, *7*). Конидиеносцы короткие, простые, оливково-зеленые, большей частью выступающие дерновинкой из-под разорванной кожицы субстрата. Конидии на концах их одиночные или по две. Паразиты, вызывающие паршу различных растений. Часть видов связана с Venturia (см. стр. 276), как F. dentriticum на яблоне и F. pirinum на груше и др.; однако известны еще другие, не имеющие сумчатого спороношения.

3. Helminthosporium. (рис. 304, *12*). Конидиеносцы простые или слабо разветвленные. Конидии многоклетные, цилиндрические или веретенообразные. Большинство — сапрофиты. Из паразитов особенно важен H. gra-

---

[1] Другой, молниеносный вилт хлопчатника вызывают там же Fusarium vasinfectum и F. buharicum.

mineum на ячмене. Интересно, что здесь заражение может передаваться через семена, подобно некоторым головневым.

4. Macrosporium (рис. 304, *19*). Конидиеносцы разветвленные, конидии многоклетные, сетчато разделенные, одиночные на концах конидиеносцев. M. solani вызывает пятнистость листьев картофеля; M. tomato — на томатах; M. commune — сапрофит на разных растениях.

5. Alternaria (рис. 304, *21*). Конидии сходны с предыдущим родом, но сидят цепочками на слабо развитых конидиеносцах. Цепочки развиваются акропетально. Большей частью — сапрофиты, широко распространенные на растительных остатках. A. brassicae поражает часто капусту, табак и др.

6. Cercospora (рис. 304, *22*). Очень большой род (до 900 видов); преимущественно паразиты на листьях растений, где вызывают пятнистости. Мицелий эндофитный; конидиеносцы окрашенные, короткие, обычно пучками выступающие через устьица, реже через прорванную кожицу. Конидии вытянутые, обратно булавовидные (кверху нитевидно утончающиеся), в зрелом виде с несколькими поперечными перегородками. C. beticola — на свекле. C. ribis — на смородине; C. vitis, C. vitiphylla и некоторые другие — на винограде.

3. Семейство Stilbaceae (Coremiales — Потебни). Конидиеносцы срастаются в более или менее узкий столбик—коремию.

1. Graphium. Коремии на вершине расширенные в кисточку или головку, где отделяются бесцветные одноклеточные конидии. Gr. penicilloides (сумчатая стадия Ceratostomella piceae) обычен как сапрофит на древесине хвойных, где вызывает синеву ее. Gr. ulmi паразит вяза в Зап. Европе, где вызывает отмирание деревьев. В недавнее время обнаружен и у нас в правобережной Украине. У этого вида недавно только обнаружена сумчатая стадия, названная Ceratostomella ulmi. Она оказалась биполярно гетероталличной.

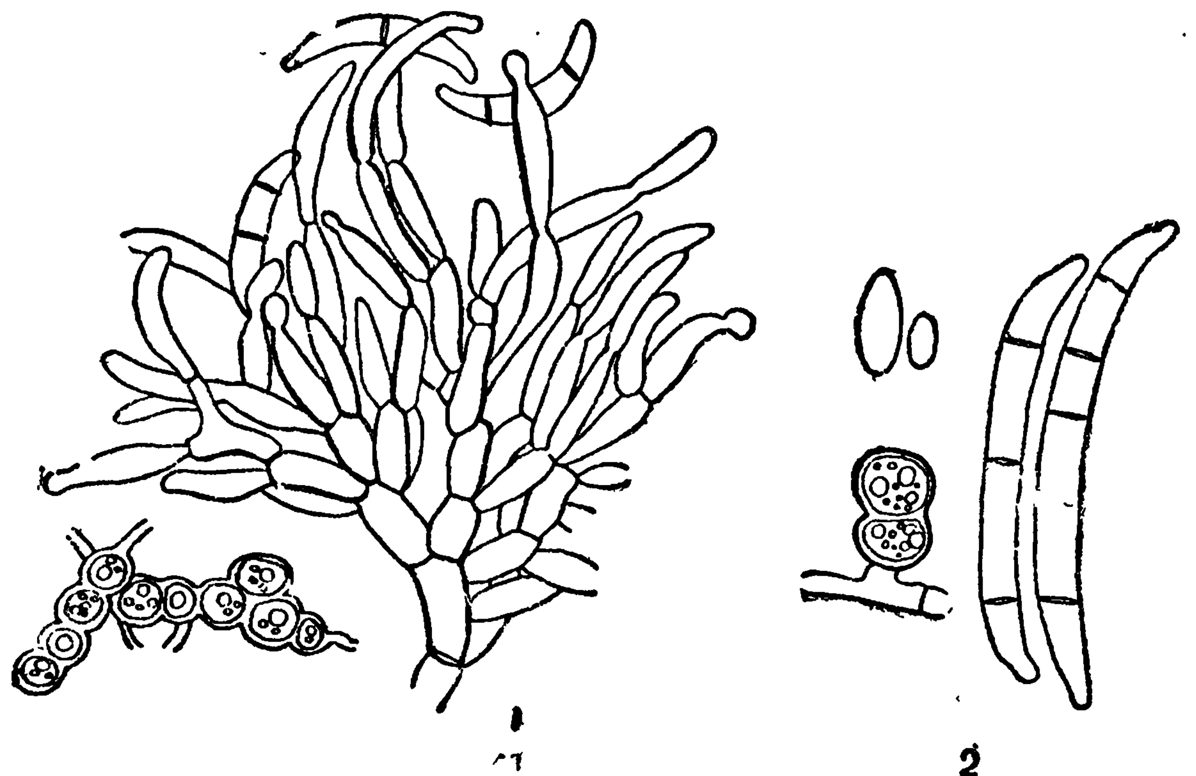


Рис. 305. *1*—Fusarium heterosporum, конидиеносцы (из спородохии) с макроконидиями, внизу хламидоспоры; *2*—Fusarium solani, макроконидии (справа), микроконидии и хламидоспора (слева).

2. Stysanus. Коремии булавовидные, темноокрашенные. Конидии отчленяются цепочками, бесцветные. St. stemonites широко распространен в почве и на навозе травоядных животных.

4. Семейство Tuberculariaceae. Конидиеносцы образуются обыкновенно на поверхности более или менее рыхлых подушечек.

1. Tubercularia. Конидиальное ложе в виде подушечки большей частью красноватого цвета. Конидии одноклетные, бесцветные. T. vulgaris есть конидиальная стадия Nectria cinnabarina.

2. Tuberculina. Сходна с предыдущим, но отличается короткими и ветвящимися конидиеносцами. Паразиты на спороношениях Uredinales: T. persicina и др.

3. Fusarium. Важнейший в фитопатологическом отношении род среди несовершенных грибов, отличающийся вместе с тем большими трудностями в разграничении относимых сюда видов вследствие их значительной изменчивости. Поэтому по Fusarium имеется большая литература как фитопатологическая, так и систематическая.

В целом род Fusarium хорошо характеризуется строением макроконидий. Они снабжены несколькими (большей частью 3—5) перегородками и имеют серповидную форму с приостренными концами (рис. 305). Такие макроконидии могут развиваться и непосредственно на разветвлениях воздушной грибницы, но

особенно типично на специальных подушечках, расположенных на субстрате. Последние разделяются на спородохии и пионноты. Спородохии представляют подушечки, покрытые с поверхности короткими конидиеносцами, а снизу образованные более или менее плотным переплетением гиф, иногда даже псевдопаренхиматического характера. У разных видов они окрашены в лососевый, оранжевый, синий или фиолетовый цвет. Пионноты отличаются от спородохий тем, что макроконидии образуют у них слизистый слой, а сплетение гиф у их основания более рыхлое и не имеет характера псевдопаренхимы. Пионноты часто окрашены в такие же цвета, как и спородохии, и нередко более или менее погружены в субстрат, а в других случаях, наоборот, развиваются на воздушной грибнице. Макроконидии, развивающиеся на спородохиях или пионнотах, по размерам и форме особенно типичны для того или иного вида, тогда как те, которые образуются прямо на воздушной грибнице, нередко менее характерны.

Кроме макроконидий у видов Fusarium известны еще микроконидии. Они мало характерны и отличаются большим разнообразием: одноклетные, вытянутые многоклетные, одиночные, цепочками, головками (рис. 305, *2*). У многих видов Fusarium известны также сумчатые спороношения, относящиеся к Hypocreales.

В настоящее время с достаточной определенностью установлено 65 видов Fusarium, а среди них 55 разновидностей и 22 формы. Виды распределяются между 16 секциями, устанавливаемые главным образом на основании конидиальных спороношений, но они соответствуют вместе с тем и естественным группировкам, как это можно заключить по имеющимся сумчатым спороношениям. Так, две секции (Eupionnotes и Macroconia) имеют сумчатые спороношения Nectria, четыре секции (Spicarioides, Submicrocera, Pseudomicrocera, Arachnites) — сумчатые спороношения Calonectria, пять секций (Arthrospirella, Gibbosum, Discolor, Lateritum, Liseola)—сумчатые спороношения Gibberella, в трех секциях (Sporotrichella, Roseum, Elegans)—сумчатые спороношения не известны ни у одного вида. Во всяком случае в каждой секции сумчатые спороношения только одного рода. Всего же они известны из 65 видов Fusarium — у 32 видов.

Представители Fusarium широко распространены в почве как сапрофиты и паразиты. Некоторые имеют очень важное фитопатологическое значение. Как примеры их можно указать следующие. F. nivale (сумчатая стадия Calonectria graminicola; см. стр. 268) вызывает весной снежную плесень озимых хлебов. То же явление вызывается некоторыми другими видами, у которых сумчатая стадия не известна. F. graminearum (сумчатая стадия Cibberella Saubinetii; см. стр. 269) вызывает явление пьяного хлеба. То же вызывается и некоторыми другими, у которых сумчатая стадия не известна, например F. subulatum и др. F. lini вызывает увядание льна; поселяясь на семенах, делает их ядовитыми (пьяное масло). F. vasinfectum и F. buharicum — возбудители увядания хлопчатника, так называемого вилта. F. solani и некоторые другие поражают клубни картофеля при хранении, вызывая их сухую гниль (фузариоз).

ПОРЯДОК MELANCONIALES

Сем. Melanconiaceae (рис. 306). Конидиеносцы короткие, расположенные тесным слоем на поверхности плоского, более или менее плотного сплетения гиф — ложа.

1. Gloeosporium (рис. 306, *2*). Несколько сот видов преимущественно паразитных, вызывающих так называемое явление антракноза на листьях и других частях растений. Конидиальные ложа плоские, сначала субэпидермальные, потом прорывающие эпидермис. Конидиеносцы короткие. Конидии одиночные, овальные, одноклетные, бесцветные. G. ampelophagum вызывает антракноз на листьях, стеблях и ягодах винограда. G. lindemuthianum — антракноз фасоли.

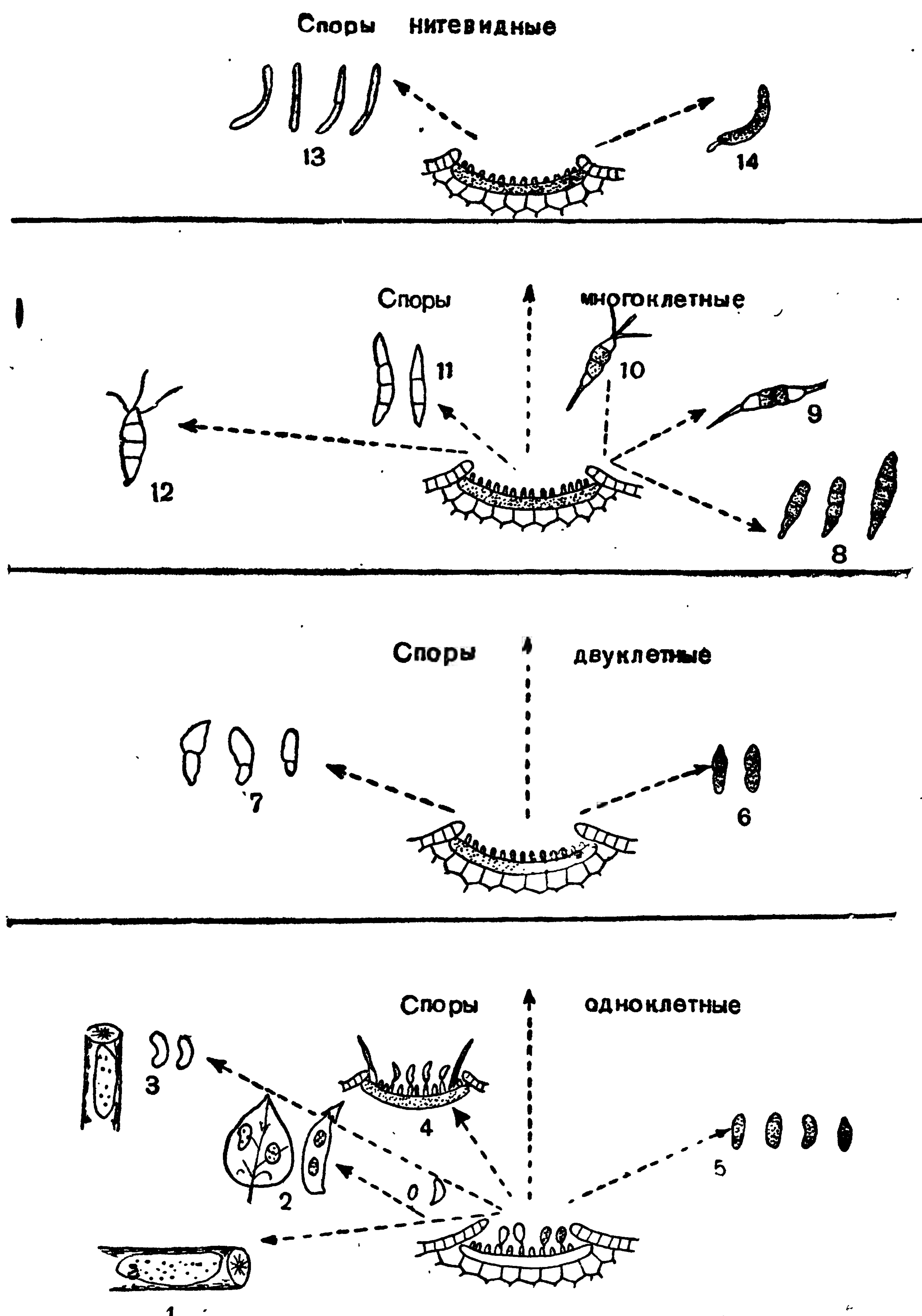


Рис. 306. Важнейшие формы Melanconiaceae (схемы). Слева — споры гиалиновые, справа — темноокрашенные: *1* — Myxosporium, *2* — Gloeosporium, *3* — Naemospora, *4* — Colletotrichum, *5* — Melanconium, *6* — Didymosporium, *7* — Marssonia, *8* — Coryneum, *9* — Monochaetia, *10* — Pestalozzia, *11* — Septogloeum, *12* — Petalozzina, *13* — Cylindrosporium, *14* — Cryptosporium.

2. Colletotrichum (рис. 306, *4*) очень близок к предыдущему. Отличается присутствием темных щетинок в конидиальном ложе. C. lagenarium — антракноз различных тыквенных (так называемая медянка). C. lini — антракноз льна.

ПОРЯДОК SPHAEROPSIDALES

Семейство Sphaerioidaceae (рис. 307). Пикниды шаровидные, темноокрашенные. Наиболее обширное семейство среди несовершенных грибов. Многие представители — паразиты важного значения.

1. Phyllosticta (рис. 307, *4*). Более 1000 видов преимущественно паразитов на листьях, но не на коре или древесине. Пикниды, погруженные

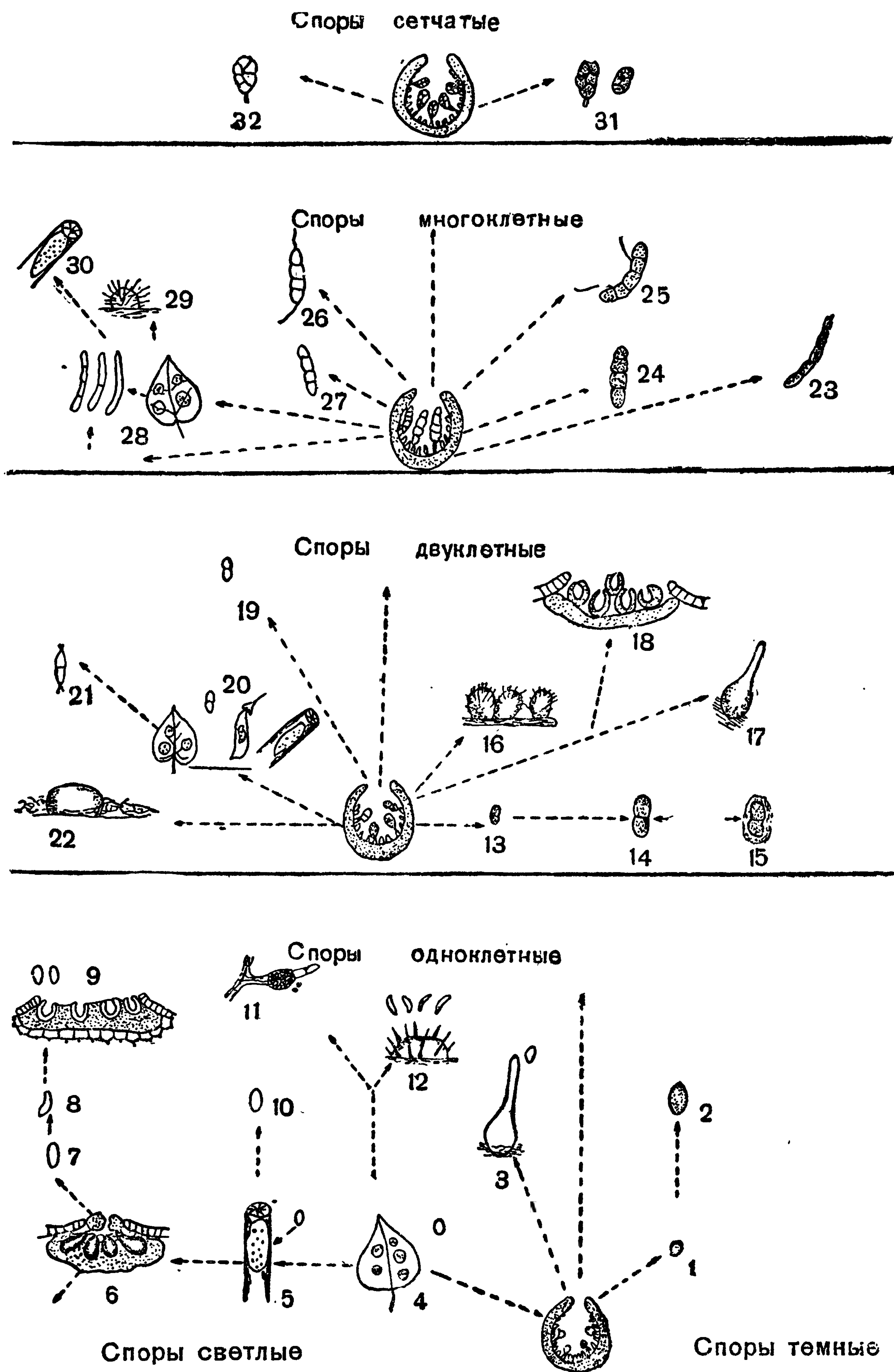


Рис. 307. Важнейшие формы Sphaeropsidales (схемы). Слева споры гиалиновые (бесцветные), справа — темноокрашенные: *1* — Coniothyrium; *2* — Sphaeropsis; *3* — Sphaeronema, *4* — Phyllosticta; *5* — Phoma; *6* — Cytosporella; *7* — Fusicoccum; *8* — Cytospora; *9* — Dothiorella; *10* — Macrophoma; *11* — Cicinnobolus (паразит Erysiphaceae); *12* — Vermicularia; *13* — Microdiplodia; *14* — Diplodia; *15* — Macrodiplodia; *16* — Chaetodiplodia; *17* — Rhynchodiplodia; *18* — Botryodiplodia, *19* — Diplodina, *20* — Ascochyta, *21* — Darluca (паразит ржавчинных грибов); *22* — Actinonema, *23* — Phaeoseptoria, *24* — Hendersonia, *25* — Cryptostictis, *26* — Kellermannia, *27* — Stagonospora; *28* — Septoria; *29* — Trichoseptoria, *30* — Rhabdospora, *31* — Camarosporium, *32* — Hyalothyris.

в субстрат, с отверстием на вершине. Пикноспоры бесцветные, одноклетные. Конидиеносцы очень короткие. Ph. mali — пятнистость листьев яблони; Ph. prunicola — на сливах; Ph. tabaci — на табаке.

2. Phoma (рис. 307, *5*). Почти 2000 видов. Очень сходен с предыдущим. Отличается главным образом тем, что развивается не на листьях, а на стеблях и других частях растения. Ph. uvicola (сумчатая стадия — Guignardia) вызывает черную гниль винограда (см. стр. 276); Ph. betae — на свекле (сумчатая стадия ее — Pleospora betae); Ph. radicis—микоризообразователи Ericaceae (см. стр. 104); Ph. brassicae — на стеблях капусты.

3. Coniothyrium (рис. 307, *1*). Более 200 видов. Сходен с Phoma, но отличается бурым цветом пикноспор. C. diplodiella — вызывает белую гниль винограда (Уайт-рот).

4. Sphaeropsis (рис. 307, *2*). Более 200 видов. Сходен с предыдущим, но отличается более крупными пикноспорами. Sph. malorum — вызывает черную гниль яблок (сумчатая стадия этого гриба — Physalospora).

5. Ascochyta (рис. 307, *20*). Несколько сот видов паразитов на листьях и стеблях. Пикниды погруженные, с отверстием на вершине. Пикноспоры большей частью бесцветные, двуклетные. A. melonis — на дынях и огурцах; A. graminicola — на листьях различных злаков. A. nicotianae — на табаке.

6. Diplodina (рис. 307, *19*). Близок к предыдущему, с такими же двуклетными пикноспорами; D. destructiva — на плодах томата.

7. Darluca (рис. 307, *21*). Также с двуклетными пикноспорами. Паразиты на спороношениях Uredinales: D. filum.

8. Septoria (рис. 307, *28*). Более 1000 видов паразитов на листьях. Пикниды—погруженные, с отверстием на вершине. Пикноспоры палочковидные или нитевидные, прямые или согнутые. Конидиеносцы очень короткие. Многие являются конидиальными стадиями Mycosphaerella и некоторых других Sphaeriales (см. стр. 276). Из других можно указать: S. apii — на сельдерее; S. lycopersici — на томате; S. cannabis — на конопле. S. apocyni — важнейший у нас вредитель культуры кендыря.

9. Rhabdospora (рис. 307, *30*). По спорам и пикнидам сходен с предыдущим. Отличается тем, что большинство представителей — сапрофиты на стеблях. Rh. ramealis на малине; Rh. valerianae — на Valeriana.

ACTINOMYCETES

Актиномицеты, или лучистые грибы, как показывает и их название, могут быть формально отнесены к грибам, всего ближе к Hyphomycetales, так как представляют организмы, имеющие мицелий из моноподиально ветвящихся нитей или гиф, образующих на концах споры (или оидии). С другой стороны, внутреннее строение этих нитей напоминает бактерии. Они чрезвычайно тонки— бактериальной толщины (в среднем 0,5—0,8μ в диаметре), не обнаруживают поперечных перегородок и не поддаются плазмолизу, который мог бы яснее выявить свойства оболочки, отделив ее от содержимого. Что касается этого последнего, то оно бесцветно и напоминает строением протоплазму бактерий. Не выяснено, имеются ли здесь диференцированные ядра. При соответственной обработке в нитях обнаруживается по нескольку окрашивающихся зернышек, но за их мелкостью нельзя решить, что они на самом деле представляют. Эти нити, то более длинные, то более короткие, отличаются нередко чрезвычайной ломкостью, так что при обычном способе приготовления микроскопического препарата они легко разламываются на отдельные палочки, не отличимые от какой-нибудь палочковидной бактерии, и поэтому часто смешиваются с ними. Лишь при изучении актиномицета на месте его роста (например на слое питательного агара на покровном стекле во влажной камере) ясно выступает его нитчатое или гифенное строение (рис. 308). В этом случае можно обнаружить, что гифы его отчасти внедряются в субстрат, а отчасти стелются по его поверхности и даже свободно приподнимаются в воздухе (воздушные гифы) (рис. 309). Эти воздушные гифы бывают обыкновенно несколько толще субстратных (до 1,4 *м*) и у многих представителей характерно закручены в спираль (рис. 311).

Преимущественно на этих последних, а нередко и на погруженных гифах развиваются цепочки спор (рис. 310). По образованию они довольно близки

к оидиям, но отличаются тем, что получаются не просто в результате деления гифы поперечными перегородками, а в результате стягивания ее содержимого в шаровидные или овальные участки, расположенные в ряд и отделенные узкими пустыми поперечными прослойками (рис. 311). Против этих мест общая оболочка гифы разрушается, и цепочка распадается на отдельные споры [1].

Споры актиномицетов отличаются большой стойкостью к высушиванию (в течение многих лет), но в отличие от сходных с ними по размерам спор бактерии не обладают температурной стойкостью (быстро убиваются простым кипячением в воде). Как мельчайшие тельца, они легко разносятся токами воз-

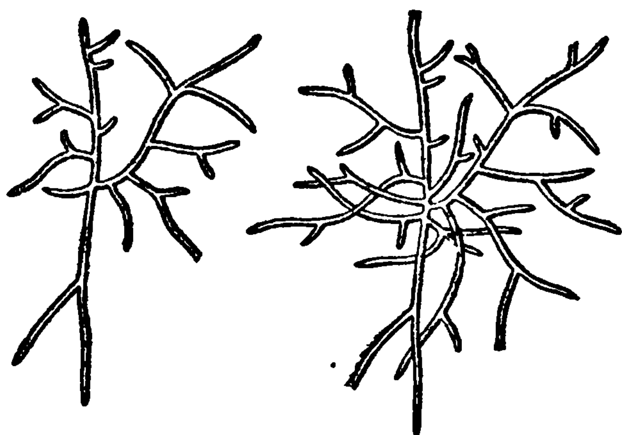


Рис. 308. Actinomyces, молодой мицелий.

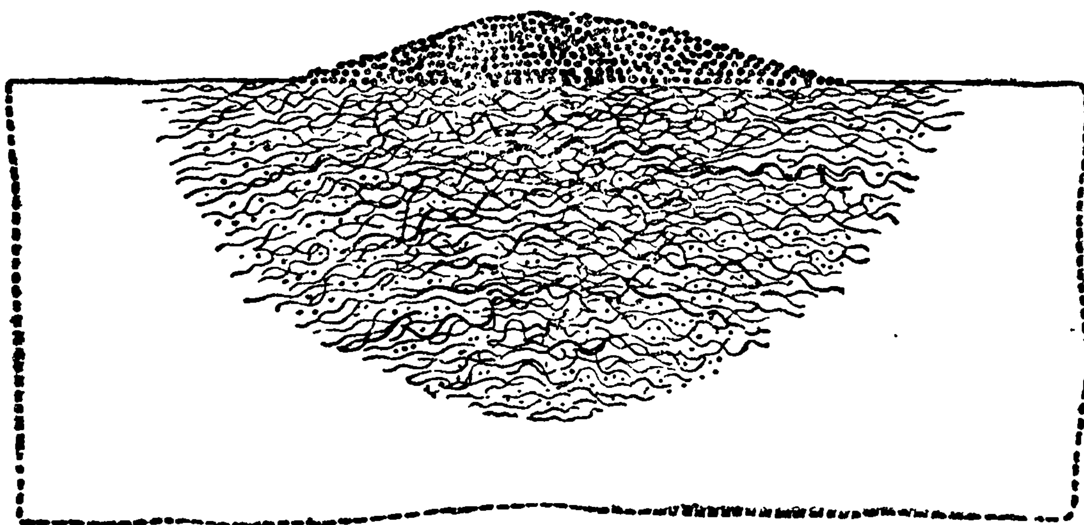


Рис. 309. Actinomyces, вертикальный разрез через колонию на агаре.

духа. Попав на подходящий субстрат, они легко прорастают несколькими ниточками, которые ветвятся и развиваются в новый мицелий, сначала субстратный, а затем у многих представителей на нем образуются и воздушные гифы.

Актиномицеты очень широко распространены в природе на растениях и их остатках и особенно в почве, где число их достигает нередко 20—30% всей почвенной микрофлоры. По данным Иенсена (1930—31) число их колеблется от нескольких тысяч до 13 млн. в разных почвах, причем наибольшие числа получаются в нейтральных почвах (pH=6,8—8,0), тогда как в сильно кислых они подавляются. Лишь небольшое число специальных видов (Act. acidophilus) может развиваться в сильно кислых почвах (pH=3,85—4,12).



Рис. 310. Actinomyces, распадение гиф на споры.

Если при обычном микробиологическом анализе почв методом разливок актиномицеты обыкновенно не учитываются в значительных количествах, то это объясняется тем, что они развиваются медленнее, чем бактерии, и при непродолжительных сроках учета выпадают из поля зрения. Кроме того, во многих случаях актиномицеты легко могут быть спутаны с бактериями, так как воздушные гифы образуются далеко не у всех и не при всяких условиях, а субстратный мицелий часто развит не сильно и отличается ломкостью, так что при обычном способе приготовления микроскопического препарата распадается на палочки, смешиваемые с бактериями.

Развиваясь в достаточных количествах в почве, актиномицеты играют там немалую роль в круговороте веществ, в частности в процессах аммонификации и разложения целлюлозы. Самый характерный запах земли, особенно весной, обусловлен содержащимися в ней актиномицетами, так как и в культуре они часто издают такой же «земляной» запах.

Из других физиологических особенностей актиномицетов можно вкратце указать на следующие.

1. Для всех, повидимому, актиномицетов характерна положительная

[1] Описанное развитие спор позволяет охарактеризовать их с микологической точки зрения как образования, промежуточные между оидиями и хламидоспорами.

окраска по Граму (применяемая в бактериологии окраска Gentianviolett и обработка иодом, имеющая для бактерий диагностическое значение).

2. Многие выделяют пигменты, окрашивающие их колонии или и самый субстрат в яркие или темные цвета.

3. Большинство имеет характерный запах — или фруктовый, или, чаще, запах земли.

4. Температурный оптимум для большинства актиномицетов 30—37°, но имеется некоторое число термофильных форм с оптимумом в 65—70°. В соответствии с этим актиномицеты встречаются в воде горячих источников, например в Карлсбадском Шпруделе.

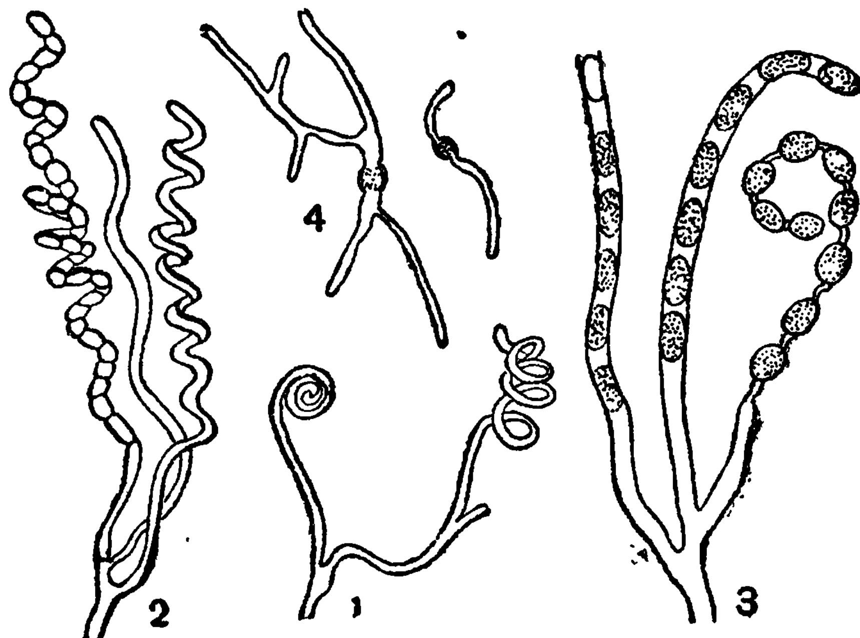


Рис. 311. Actinomyces: *1*—спиральные воздушные гифы; *2* — образование в одной из них (левой) спор; *3* — схема образования спор в воздушных гифах; *4* — прорастание спор и развитие мицелия.

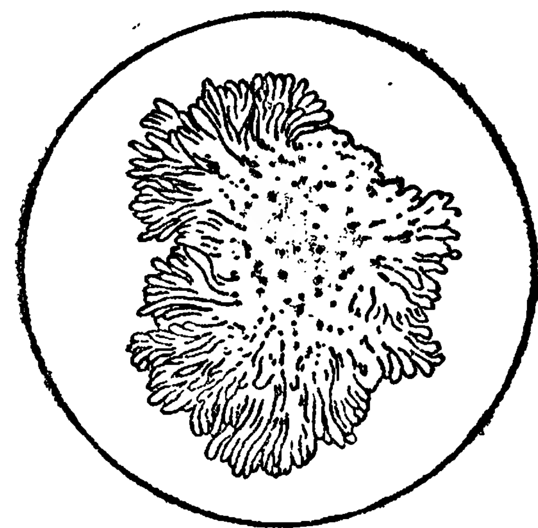
5. В отличие от грибов актиномицеты чрезвычайно чувствительны к кислотам, подавляясь, например, в развитии прибавлением к культурной среде 0,0005 Mol лимонной кислоты. Наоборот, к щелочам они более стойки и хорошо развиваются в среде с содержанием 0,01 Mol едкого кали. В соответствии с этим стоит их распространение преимущественно в нейтральных почвах.

6. Большинство актиномицетов аэробны, как типичные грибы, но некоторые анаэробны. Последние принадлежат к формам, паразитирующим на животных.

Из представителей можно указать на следующие.

1. Некоторые п о ч в е н н ы е а к т и н о м и ц е т ы, как Act. odorifer и др., обусловливающие характерный «земляной» запах почвы.

2. П а р а з и т ы н а р а с т е н и я х. Из них особенно важными являются Act. scabies и некоторые другие, вызывающие паршу картофельных клубней (отличать от пылистой парши; стр. 179)[1]. Сюда же можно причислить актиномицета, вызывающего клубневидные разрастания на корнях ольхи. По существу это не паразит, а симбионт, обладающий способностью ассимилировать элементарный азот подобно клубеньковым бактериям бобовых.


Рис. 312. Друза из гноя больного актиномикозом.

3. Паразиты животных. Они довольно многочисленны и описаны под разными названиями преимущественно в медицинской литературе. Среди них имеются как аэробные, так и анаэробные формы. Из заболеваний, вызываемых ими (актиномикозов), особенно распространен актиномикоз полости рта и челюстей рогатого скота. Аналогичное заболевание встречается и у человека. Кроме того, известны и поражения других органов, как внутренних, так и наружных. Из последних можно указать на «мадурскую ногу», распространенную в тропиках и выражающуюся внешне в опухании стопы и нижней части голени. Для актиномикозов животных и человека характерно, что возбудитель, находящийся в гное абсцессов пораженного места, имеет часто вид микроскопических клубочков (друз) из радиально расходящихся гиф с колбовидно вздутыми концами (рис. 312). Такое строение и послужило основанием для названия—лучистые грибы, или актиномицеты (от греческих: aktis—луч, mykes — гриб).

Систематическое положение актиномицетов различно понимается разными авторами. Одни сближают их с бактериями главным образом на основании

[1] Соответственно кислоточувствительности актиномицетов парша картофеля развивается только в нейтральных почвах и отсутствует в кислых.

размеров и характера протопласта без различимых ясно ядер. Однако между этими группами имеется существенная разница: бактерии в типе обладают подвижными жгутиковыми стадиями, чего совершенно лишены актиномицеты. Также сильно отличается спорообразование: у бактерий одна эндогенная спора в клетке, а у актиномицетов цепочки оидий в гифе.

Другие авторы сближают актиномицетов с грибами, в пользу чего говорит общий характер роста, образование мицелия с воздушными гифами и спорообразование. Наконец, третьи рассматривают их как совершенно обособленную группу организмов, не связанную родственно ни с грибами, ни с бактериями, хотя по морфологическим признакам и занимающую как бы промежуточное положение между ними.

Из этих разноречивых взглядов наиболее вероятным кажется второй—о связи актиномицетов с грибами. Исходя из него, можно представить актиномицеты как деградировавшие грибы, в частности гифомицеты. Этой деградацией и измельчанием могут в значительной степени объясняться и особенности строения их клеточного содержимого. Стоя на такой точке зрения, можно представить, что формы актиномицетов с более развитым мицелием, воздушными гифами и спорообразованием — являются первичными в этой группе. В результате дальнейшей деградации происходило уменьшение мицелия воздушных гиф, а также и особого спорообразования, так что в конце концов получились формы в виде палочек, которые по внешности весьма напоминают бактерий, хотя родственно и не связаны с ними. Такие формы называются часто микобактериями. Эти представления могут быть иллюстрированы следующим рядом форм.

1. Actinomyces. Мицелий, воздушные гифы и спорообразование в них.

2. Proactinomyces[1]. Мицелий есть, воздушные гифы мало развиты, спорообразование отсутствует.

3. Mycobacterium и Corynebacterium. Мицелия и спорообразования нет. Палочковидные формы, иногда как бы с намеком на ветвление; размножаются делением. К этим родам можно отнести такие бактериеподобные организмы, как туберкулезная палочка, дифтерийная палочка и др.

Как крайний член этого деградирующего ряда можно указать Mycococcus—шаровидную форму, очень сходную по внешности с бактериальным Micrococcus и отличающуюся от него лишь некоторой изменчивостью очертаний и особенностями прорастания покоящихся клеток.

ЛИТЕРАТУРА

Appel u. Wollenweber, 1910. Grundlagen einer Monographie der Gattung Fusarium. Arb. biolog. Reichanstalt Land-und Forstwiss., Bd. 8.

Drechsler, 1919. Morphology of the Genus Actinomyces. Bot. Gaz., v. 67.

Höhnel, 1923. System der Fungi imperfecti, Falk, Mycolog. Untersuch. und Berichte.

Jensen, 1930. Actinomycetes in Danish Soils.. Soil Sci., v. 30.

Klebahn H., 1918. Die Haupt- und Nebenfruchtformen der Ascomyceten.

Красильников, 1938. Лучистые грибки и родственные им микроорганизмы (Actinomycetales). Изд. Акад. наук СССР.

Крисс, 1937. Изменчивость актиномицетов. Изд. Акад. наук СССР.

Lieske R. 1921. Morphologie und Biologie der Strahlenpilze.

Lindau, 1900. Fungi imperfecti. Engler u. Prantl, Natürl Pflanzen-Fam., Pilze II.

Потебня А. А., 1908. К истории развития некоторых аскомицетов.

Райло, 1936. Систематика и методика определения видов Fusarium. Труды БИН., Вып. 3.

Васильевский и Каракулин, 1937. Паразитные несовершенные грибы, ч. I, Гифомицеты. Изд. Акад. наук СССР.

Wollenweber, 1931. Fusarium-Monographie. Ztschr. f. Parasitenkunde, Bd. 3, H. 3.

Wollenweber u. Reinking, 1935. Die Fusarien. Berlin.

[1] Укоренившееся, но неудачное название для такой концепции: Proactinomyces не первичные, а вторичные формы, выводимые из Actinomyces.

Глава шестая

MYXOMYCETES, ИЛИ MYCETOZOA.— МИКСОМИЦЕТЫ

Миксомицеты, или Mycetozoa, представляют группу бесхлорофилльных низших организмов, стоящую на границе между животным и растительным миром. По условиям жизни, как сапрофиты на растительных остатках, и по внешнему виду своих спороношений они значительно напоминают грибы, как это отмечается и в названии всей группы (Myxomycetes — слизистые грибы; Mycetozoa — грибы-животные).

Однако они существенно отличаются от грибов по организации и ходу развития и рассматриваются обыкновенно как совершенно обособленная группа (тип).

Наиболее характерной особенностью миксомицетов является строение вегетативного тела в виде п л а з м о д и я — голой сетчатой массы протоплазмы с большим количеством ядер (рис. 313, *1*). Плазмодий обладает амебообразным движением и во время вегетативной жизни вследствие своего отрицательного фототаксиса и положительного гидротаксиса скрыт внутри субстрата (гнилого дерева, опавшей листвы, корья и т. д.), так что не заметен при поверхностном наблюдении и обнаруживается только при раскапывании в виде слизистых анастомозирующих тяжей. Перед спорообразованием таксические реакции плазмодия меняются, и он выползает на поверхность субстрата, где и образует органы спороношения. Впрочем, можно вызвать плазмодий наружу и ранее, воспользовавшись его реотаксисом — движением навстречу слабому току воды или питательной жидкости. Для этого всего проще воспользоваться следующей установкой: над субстратом, содержащим плазмодий, помещается стакан с водой, и от его верхнего края косо вниз до субстрата помещается стеклянная пластинка (предметное стекло и т. п.). В стакан опускается полоса фильтровальной бумаги, другой конец которой ниже уровня воды в стакане лежит на стеклянной пластинке. При этих условиях создается ток воды, стекающей вниз, и навстречу ему на стекло выползает плазмодий. Понятно, что весь опыт нужно вести в темноте ввиду отрицательного фототаксиса плазмодия. На стекле плазмодий можно затем прямо изучать под микроскопом. Слагающие его протоплазменные тяжи очень различной толщины состоят из наружной более вязкой гомогенной гиалоплазмы и внутренней более жидкой зернистой плазмы. Последняя находится в состоянии довольно быстрого движения, причем в тяже замечается или два противоположных тока, или только один в одном направлении, который через некоторое время сменяется на обратный. Самые контуры тяжей все время меняются: в некоторых участках появляются выпуклины, вырастающие в новые тяжи, анастомозирующие с соседними; наоборот, другие тяжи истончаются и, обрываясь, втягиваются.

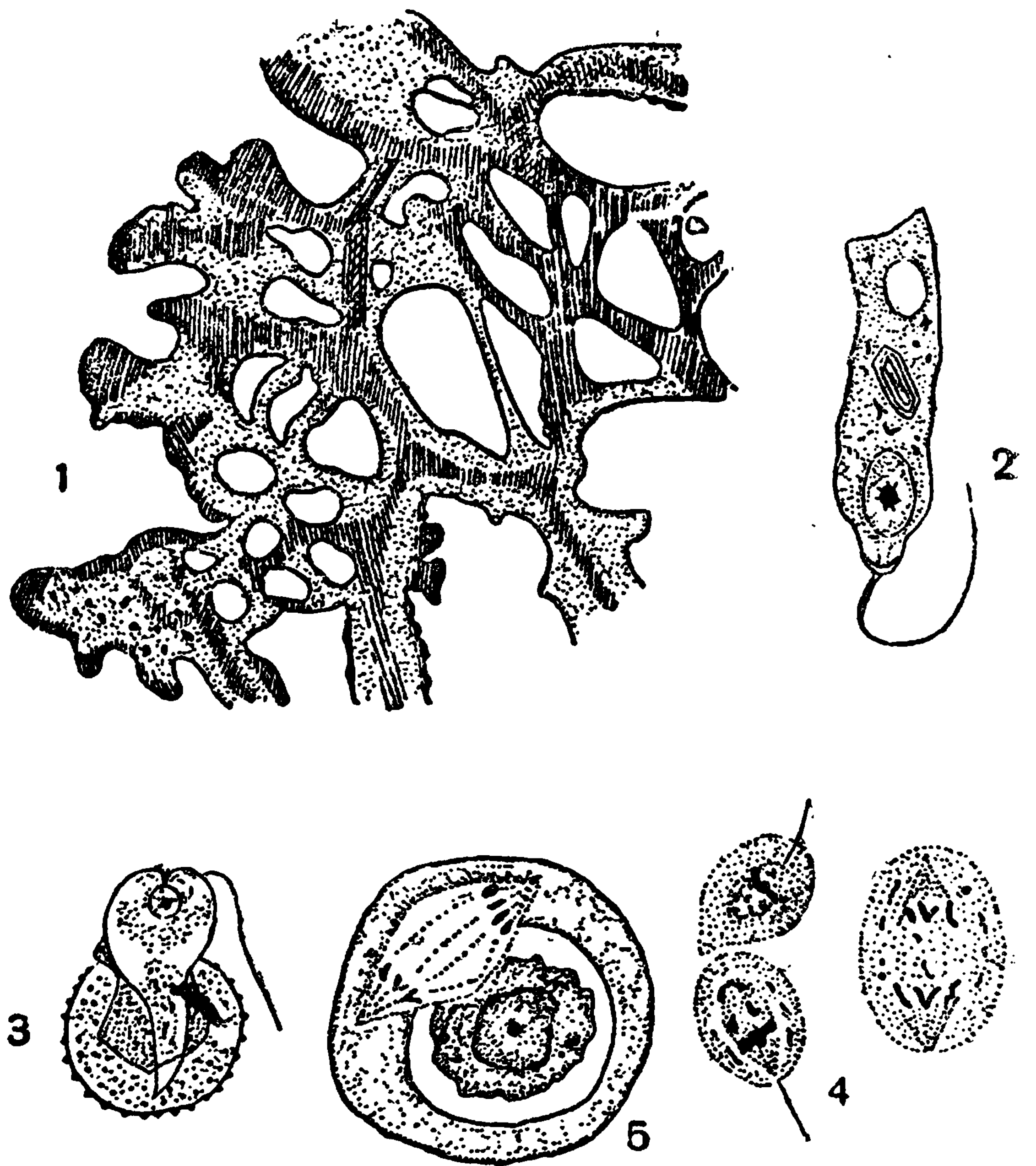


Рис. 313. Didymium: *1* — часть плазмодия, *2* — зооспора, *3* — прорастание споры одной зооспорой, *4* — деление зооспоры, *5* — переваривание гаплоидной амебы внутри диплоидной, ядро последней в состоянии митоза.

Поступательное движение плазмодия обусловливается тем, что токи протоплазмы начинают итти более в одном направлении, в результате чего на краю, где вообще тяжи чаще анастомозируют и сливаются в сплошную массу, скопляется более обильная протоплазма. Она образует в направлении движения сначала тупые лопасти псевдоподий, которые вытягиваются, ветвятся и анастомозируют в новые участки сети. Наоборот, с противоположного конца плазмодия тяжи втягиваются, оставляя на стекле заметный слизистый след. Это поступательное движение плазмодия, сводящееся к перетеканию его протоплазмы в том или ином направлении, достигает скорости около 0,1 *мм* в минуту.

Плазмодии в разных случаях и у разных видов отличаются размерами (от немногих миллиметров до 1 *м* и даже больше в диаметре), а также и цветом. Здесь имеются белые, серые, желтые, красные, зеленые и т. д. плазмодии, причем для каждого вида окраска является довольно постоянной. Пигменты, обусловливающие эти окраски, ближе не изучены. Повидимому, они находятся отчасти в растворенном состоянии в самой массе протоплазмы, а главным образом связаны с каплями мелкораздробленного жира, находящегося в ней.

Развитие типичных миксомицетов происходит следующим образом. Оно начинается от спор, представляющих круглые клетки с твердой оболочкой, гладкой или скульптурной с поверхности, и одноядерным содержимым, богатым запасными питательными веществами, главным образом гликогеном. В сухом виде споры сохраняются годами, попавши же в воду, быстро прорастают, причем их оболочка разрывается под напором тургорного давления, получаемого в результате превращения гликогена в сахар, а содержимое выходит наружу.

В подробностях здесь имеются различия: или выходит неразделенное содержимое, или предварительно разделившись на два участка. В свою очередь и в том, и в другом случае возможны два видоизменения: или содержимое выходит в виде амебообразной массы, которая затем быстро формируется в одножгутиковую зооспору, или зооспора формируется уже внутри споровой оболочки и выходит в готовом состоянии (рис. 313, *3*). Наконец, иногда из споры развивается большее количество зооспор (до 8). Эти различные способы прорастания не строго постоянны, но нередко все-таки преобладают у тех или иных видов (например Reticularia lycoperdon прорастает обыкновенно одной амебой, Didymium nigripes — одной или двумя зооспорами, а Badhamia ovispora — двумя зооспорами). Зооспоры одноядерные, вытянутой формы с приостренным передним концом, несущим жгутик, и несколько расширенным задним концом, показывающим амебообразные изменения очертаний (рис. 313, *2*). Они размножаются делением на две, обыкновенно прекращая на это время движение и втягивая жгутик. При этом ядро зооспоры делится митотически, и каждая новая зооспора вырабатывает свой жгут, берущий начало от центрозомы фигуры деления (рис. 313, *4*). Позднее зооспоры теряют жгутики и превращаются в амебы, называемые здесь миксамебами. Они также размножаются делением и затем начинают попарно копулировать. При этом, согласно исследованиям Скупенского, здесь отмечается явление гетероталлизма. В одних случаях уже спора несет определенный половой заряд, так что миксамебы, происшедшие из нее, не копулируют (Didymium difforme); в других же при выходе из споры двух зооспор эти последние заряжены различно в половом отношении и между их потомством возможны копуляции (Didymium nigripes). Согласно наблюдениям Jahn (1911) над Physarum didermoides, при попарной копуляции миксамеб сейчас же сливаются и их ядра, и затем диплоидные амебы сползаются и сливаются в общую массу, образуя плазмодий. Попадающиеся иногда сюда же гаплоидные не прокопулировавшие миксамебы поглощаются и перевариваются очевидно более сильными диплоидными (рис. 313, *5*). Этот факт представляет особый интерес с той стороны, что освещает происхождение слияния амеб при образовании плазмодия из взаимного пожирания их. В плазмодии происходит еще размножение диплоидных ядер, а потом он приступает к образованию спороношений. Последние носят название спорокарпов или спорангиев и развиваются обыкновенно тесными группами в виде выростов

на поверхности плазмодия, который выползает к этому времени на поверхность субстрата. На поверхности спорокарпов вырабатывается твердая оболочка, называемая также перидием, а содержимое распадается на одноядерные споры. Перед этим распадением во всем спорангии происходит одновременное деление его ядер, носящее редукционный характер, так что каждая спора получает гаплоидное ядро; второе — гомеотипное деление происходит очевидно в прорастающей споре или позднее при делении первой зооспоры.

У большинства миксомицетов, кроме спор внутри спорангиев, образуется еще особый капиллиций, имеющий то или иное характерное для данного вида или рода строение: например у Trichia он в виде неветвящихся трубочек, заостренных на концах, со стенками, покрытыми спиральными утолщениями (рис. 314, D), у Arcyria — в виде ветвящихся трубочек с кольчатыми или спиральными утолщениями, у Stemonitis — в виде сети сплошных (не полых) нитей, пронизанной в середине вдоль всего спорангия более мощным тяжем, так называемой колонкой или столбиком (рис. 314, B) и т. д. Капиллиций залагается еще тогда, когда спорангий выполнен сплошной массой протоплазмы, в виде системы вытянутых вакуолей в ней. В них происходит выделение твердеющего вещества, аналогичного веществу перидия, которое или сплошь наполняет вакуоли (в

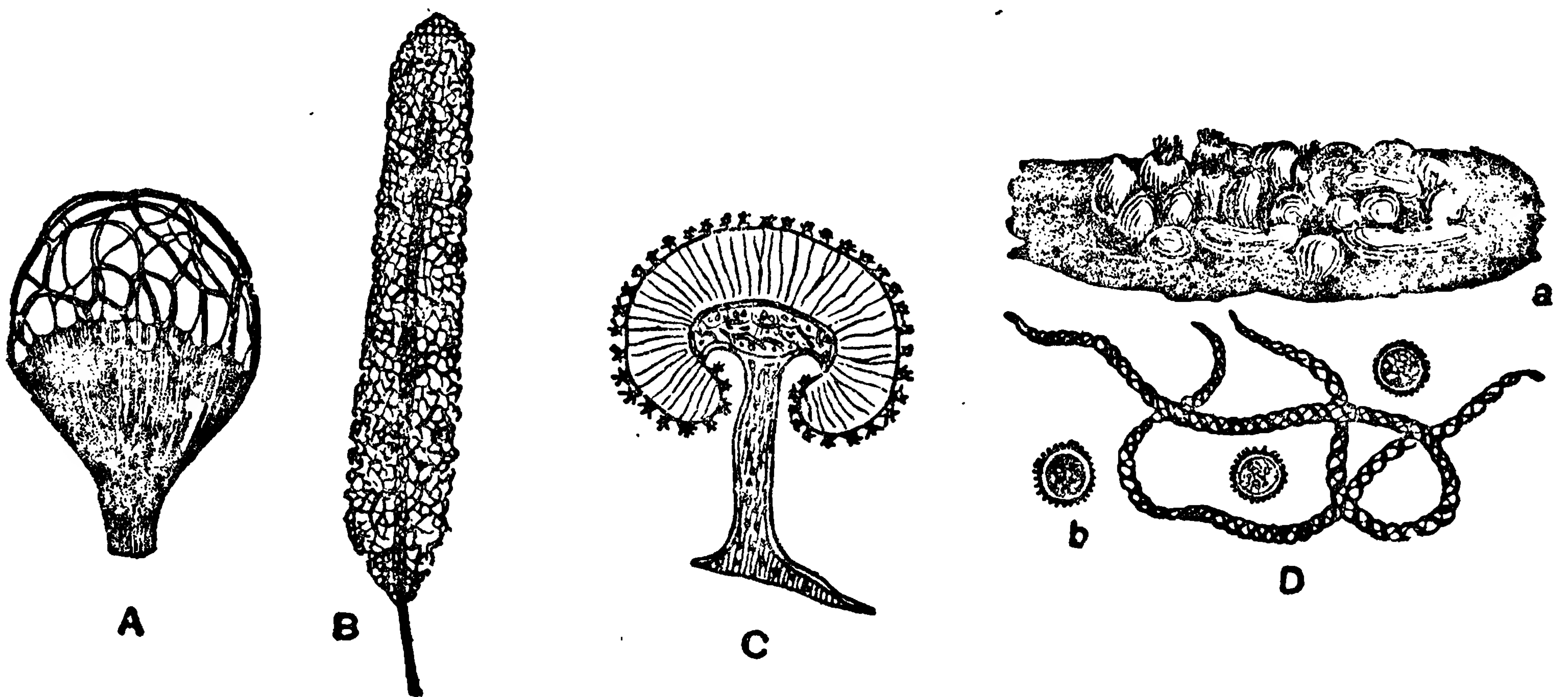


Рис. 314. Спорангии миксомицетов: *A* — Cribraria; *B* — Stemonitis; *C* — Didymium; *D* — Trichia, *a* — спорангий в естественную величину; *b* — споры и капиллиций увеличены.

случае Stemonitis и др.), или образует только трубку на ее периферии (в случае Trichia и др.). При созревании оболочка спорангия так или иначе разрывается, и споры начинают высыпаться наружу, причем этому способствуют нити капиллиция, обладающие благодаря неравномерному утолщению своих стенок известными гигроскопическими движениями.

Спорангии имеют большей частью округлую или овальную форму и в основании обыкновенно суживаются в ножку. У Stemonitis эта ножка значительно развита и продолжается в самый спорангий до его вершины (колонка). У Spumaria спорангии неопределенной формы, ветвящиеся и переплетающиеся иногда своими ветвями с соседними спорангиями. Такое явление еще в большей степени выражено у Fuligo и некоторых других. Здесь образуются более массивные плодовые тела, называемые э т а л и я м и. По происхождению они соответствуют каждый многочисленным спорангиям, переплетающимся друг с другом и выделяющим общую оболочку только на наружной поверхности, тогда как внутренние соприкасающиеся их части сливаются до полного исчезновения границ (рис. 315, a и b).

Х и м и ч е с к и й   с о с т а в. Миксомицеты, представляющие в вегетативном состоянии значительные скопления голой протоплазмы (вместе с ядрами), послужили предметом довольно большого числа химических исследований. При этом выяснилось, что вегетирующий плазмодий на $^3/_4$ состоит

из воды. В сухом веществе его содержится значительное количество углекислого кальция (до 28%), причем у некоторых видов (например Spumaria) его содержится особенно много, и при развитии спороношений он массами выделяется на поверхности спорангия или в капиллиции. Из органических веществ на первом месте стоят белки (от общего количества органических веществ до 30% и выше). Из них до последнего времени особое значение приписывалось пластину, как наиболее характерной части протоплазмы, обусловливающей ее основные свойства. Однако исследования Кизеля (1927) показали, что пластин есть по существу скелетное образование и в значительном количестве идет на построение оболочек спороношений.

С другой стороны, оболочки спорангиев миксомицетов часто дают синее окрашивание с хлор-цинк-иодом и описываются обыкновенно как целлюлозные. Близкий к ним состав предполагается и у оболочек спор и капиллиция. Кизель, анализируя оболочки эталиев Lycogala и Reticularia, установил, что они, кроме углеводов, содержат также и значительное количество белкового вещества, сходного с пластином[1]. Из запасных питательных продуктов плазмодии содержат значительные количества жира (до 35% у Lycogala) и гликогена (до 15% у Reticularia).

Систематическое положение миксомицетов понимается неодинаково различными авторами. Одни сближают их с грибами, другие рассматривают как совершенно самостоятельный тип низших организмов. В пользу первого представления приводится известное сходство миксомицетов с Myxochytridiales, которые также в вегетативном состоянии представлены голой протоплазменной массой и образуют даже иногда небольшие внутриклетные плазмодии. В частности, указывается на промежуточное положение Plasmodiophoraceae, объединяющих в известной мере черты миксомицетов и миксохитридиевых и причисляемых поэтому то к одной, то к другой группе. Однако нужно принять во внимание цитологические особенности развития миксомицетов: преобладание у них диплоидной фазы и размножение диплоидных ядер. Этим они резко отличаются от миксохитридиевых и других низших грибов, которые, как правило, гаплоидны. Также диплоидны и Plasmodiophoraceae, как это было указано выше (см. стр. 179). Поэтому кажется возможным рассматривать и их как специализированную ветвь миксомицетов, приспособившуюся к внутриклетному паразитизму и имеющую вследствие этого только конвергентное сходство с также внутриклетными миксохитридиевыми. Если стать на эту точку зрения о положении Plasmodiophoraceae среди миксомицетов, тогда последние правильнее будет рассматривать как самостоятельный тип, хотя нельзя отрицать, что, может быть, корни их находятся где-то близко с корнями простейших грибов. Те и другие нужно искать среди простейших Flagellatae. В частности, для миксомицетов на их происхождение из жгутиковых указывает наличие у них зооспор, а с другой стороны то, что и у типичных Flagellatae наблюдаются нередко амебообразные состояния и даже слияние амеб в общую массу, напоминающую плазмодий (например у Dinamoebidium varians). С грибами же миксомицеты имеют в существе только внешнее сходство в своих спорангиях и рассеиваньи из них спор. А это представляет результат приспособления к наземным условиям существования и в той и в другой группе.

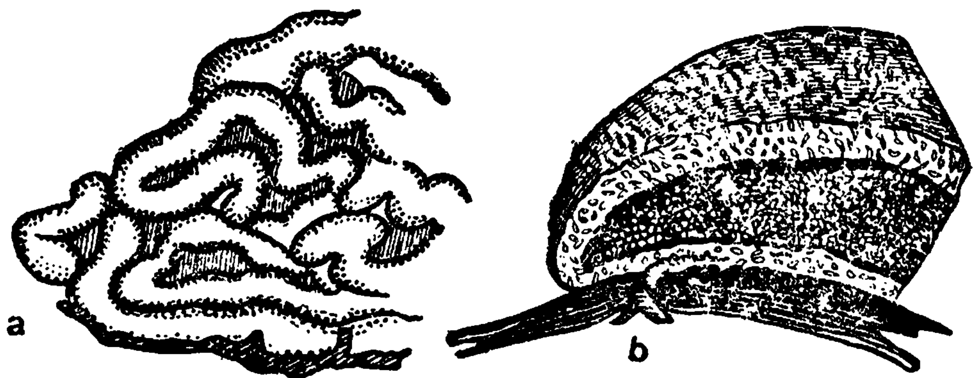


Рис. 315. Fuligo, *a* — молодой эталий, *b* — зрелый эталий в разрезе.

Стоя на этой точке зрения, миксомицеты можно разделить на следующие классы:

[1] Остается невыясненным путем химического анализа количественный состав оболочек отдельных спорангиев. Наличие у них хлор-цинк-иодной реакции позволяет думать, что здесь должно быть преобладание углеводов типа целлюлозы, тогда как в оболочках эталиев Reticularia Кизель нашел 52% белка.

1. Myxogasteres, или собственно миксомицеты. Сапрофиты, приспособленные к наземному существованию и образующие плодовые тела.

2. Phytomyxineae (или Plasmodiophoraceae). Внутриклетные паразиты, не образующие плодовых тел (см. стр. 177). Нередко сюда же присоединяют третью группу:

3. Acrasieae. Сапрофиты, не образующие настоящего плазмодия, а лишь скопления амеб, не теряющих своей индивидуальности. Эта группа лишь внешне сходна с настоящими миксомицетами и имеет, повидимому, особое происхождение, связываясь с корненожками.

Собственно миксомицетов, или Myxogasteres, описано в настоящее время около 300 видов, из них в СССР указано больше 100. Их спороношения обильно встречаются у нас особенно осенью на пнях и других растительных остатках. Как сапрофиты, притом не обнаруживающие обычно массового развития, они не имеют практического значения.

Myxogasteres в свою очередь делятся на два неравновеликие порядка: 1) Exosporeae и 2) Endosporeae.

К Exosporeae относится один род Ceratiomyxa с 2—3 видами, сапрофитно живущими на пнях и т. п. Здесь имеется вполне типичный плазмодий и плодовые тела в виде беловатых ветвящихся рожков, группами сидящих на субстрате. Они одеты оболочкой и содержат протоплазму только в виде стенкоположного слоя, а середина занята водянистым соком. После первого (редукционного) деления ядер в плодовом теле его протоплазма распадается на одноядерные участки, которые, однако, не превращаются здесь в споры, а переходят по одному в образующиеся против них выросты наружной оболочки плодового тела (рис. 316). Таким образом, типичные для остальных Myxogasteres эндоспоры превращаются здесь в экзоспоры, подобно тому как это наблюдается у некоторых Mucorales. Естественно, что капиллиция у Ceratiomyxa не образуется. Вторая особенность ее заключается в том, что экзоспоры ее не остаются одноядерными, а, еще оставаясь на плодовом теле, проделывают еще два деления ядра и делаются четырехъядерными. При прорастании эти ядра еще один раз делятся, и вышедшее наружу содержимое споры сразу распадается на 8 зооспор.

Endosporeae охватывают остальную массу Myxogasteres, и приведенное выше общее описание относится именно к ним. Здесь можно упомянуть только некоторые основные черты различия между отдельными представителями, служащие основой их классификации. В некоторых группах (семейства Liceaceae и Cribrariaceae) капиллиция в спорангии совсем не образуется, у большинства же он имеется. Строение его служит одним из важнейших систематических признаков. Другими признаками такого рода являются цвет спор и присутствие или отсутствие отложений углекислой извести в оболочке плодового тела или в капиллиции. Не вдаваясь в дальнейшие подробности систематического деления, можно указать на следующих главнейших представителей.

Без извести в спорангиях:

Tubulina и Lindbladia (сем. Liceaceae). Образуют объемистые эталии из тесно сближенных прямых цилиндрических спорангиев, сохраняющих и свои боковые стенки. Капиллиция нет.

Cribraria. Спорангии на ножках, одиночные, с неравномерно утолщенной оболочкой. При созревании неутолщенные места ее разрушаются, а утолщенные остаются в виде замкнутой сети. Капиллиция нет (рис. 314, А).

Stemonitis. Спорангии вертикально вытянутые, одиночные, на ножке, продолжающейся в виде колонки до вершины спорангия. Капиллиций в виде сети, отходящей от колонки (рис. 314, В).

Reticularia. Объемистые эталии из тесно перевитых спорангиев. Капиллиций в виде густой сети.

Trichia. Отдельные спорангии. Капиллиций из свободных неветвящихся трубочек со спиральными утолщениями (рис. 314, D).

Arcyria. Отдельные спорангии. Капиллиций из ветвящихся трубочек, анастомозирующих в сеть.

С известью в спорангиях:

Lycogala. Эталии из сросшихся до потери границ перевитых спорангиев. Капиллиций сетчатый из трубочек.

Spumaria. Спорангии с известковыми стенками, ветвящиеся и переплетающиеся в неправильных очертаниях эталий. Капиллиций сетчатый из нитей и пластинок.

Badhamia, Didymium, Physarum, Leocarpus. Отдельные спорангии с известковой оболочкой и капиллицием.

Fuligo. Объемистые эталии из перевитых спорангиев. Капиллиций в виде сети с утолщениями, содержащими углекислую известь (рис. 315).

Phytomyxineae или Plasmodiophoraceae (см. стр. 177).

Из причисляемых нередко к миксомицетам Acrasieae наиболее развитыми являются Dictyostelium mucoroides и Polyspondylium violaceum. Оба встречаются на навозе травоядных; первый нередко у нас, а второй — в более южных областях Европы.

Dictyostelium mucoroides, как показывает видовое название, в состоянии спороношения похож на Mucor (рис. 317): он состоит из длинной нитевидной

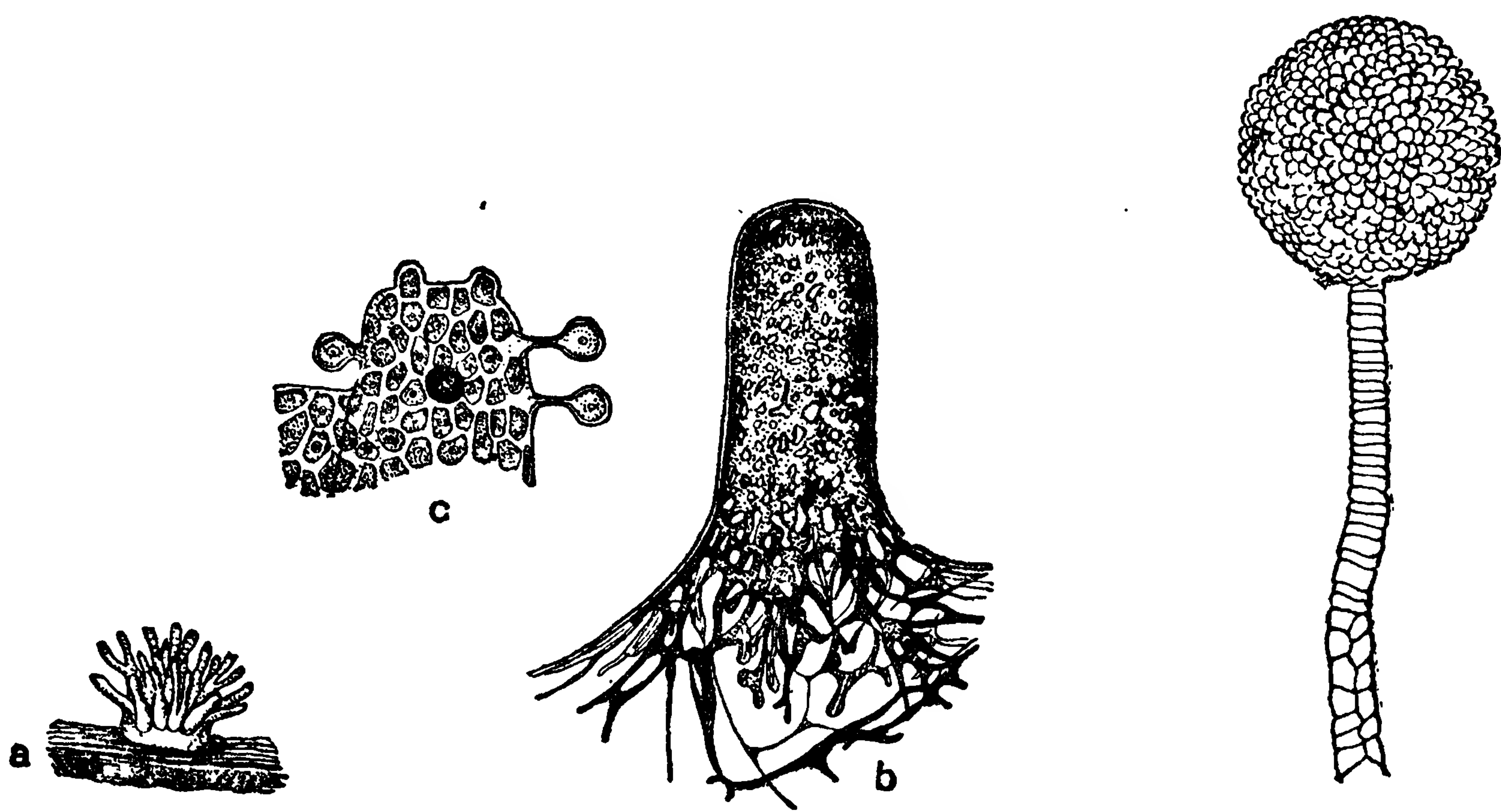


Рис. 316. Ceratiomyxa, *a* — внешний вид (естественная величина); *b* — один из выростов плодового тела (увеличено); *c* — образование экзогенных спор.

Рис. 317. Dictyostelium mucoroides.

ножки и шаровидной головки на конце ее. Последняя сложена из спор, которые прорастают каждая одной амебой. Амебы размножаются делением и перед спорообразованием сползаются в кучу, не теряя однако своей индивидуальности и образуя так называемый ложный, или агрегатный плазмодий [1]. Посредине его амебы, взлезая друг на друга, образуют бугорок и здесь одеваются оболочкой и вырастают в пузыри, теряя при этом протоплазму. На них взлезают новые амебы, также превращающиеся в пузыри и т. д. В результате получается более или менее длинная ножка, которая под микроскопом кажется состоящей из одного или нескольких рядов правильно расположенных клеток. Те амебы, которые взлезают на самую вершину ее, также одеваются оболочками, но не вздуваются и сохраняют свое содержимое. Они и представляют споры Dictyostelium.

Polyspondylium отличается от Dictyostelium главным образом ветвящейся ножкой. От этих высших форм существуют переходы к низшим, связанным с настоящими амебами. Такова, например, Sapinia. По существу это настоящая амеба, которая может при неблагоприятных условиях инцистироваться. Кроме простых цист, здесь образуются иногда еще цисты, сидящие

[1] Согласно наблюдениям Скупенского (1920), амебы у Dictyostelium могут и полностью сливаться в плазмодии, причем копулируют и их ядра. Эти наблюдения нуждаются в подтверждении.

на субстрате на короткой ножке. Иногда же на такую ножку забирается несколько амеб и инцистируются там, образуя головку, напоминающую такую же у Dictyostelium.

Полное отсутствие жгутиковой стадии и отмеченные переходы к амебам заставляют рассматривать Acrasieae как особую от миксомицетов группу, берущую, вероятно, начало от амебообразных корненожек.

ЛИТЕРАТУРА

Howard, 1931. The life-history of Physarum polycephalum. Amer. Journ. Bot., v. 18.

Jahn E., 1911. Myxomycetenstudien. Der Sexualakt. Ber. d. Dtsch. bot. Ges. B. 29.

Jahn, 1936. Myxomycetenstudien, 16. Die Kernphasen und die Zahl der Chromosomen. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., Bd.

Ячевский А. А., 1907. Микологическая флора, т. II. Слизевики.

Кизель А. Р. Исследование над составом протоплазмы миксомицетов. Русск. арх. протистол., т. VI.

Lister A., 1925. A monograph of the Mycetozoa.

Martin, 1932. Systematic position of the slime molds and its bearning on the classification of Fungi. Bot. Gaz., v. 93.

Skupienski, 1918. Recherches sur le cycle évolutif des certains Myxomycetes. Paris, 89 pp.

Scupiensky F. X., 1918. Sur la sexualité chez les Myxomycetes. C. r. Acad., Paris, v. 167.

Scupiensky F. X., 1926. Sur le cycle évolutif chez Didymium difforme. C. r. Acad, Paris, v. 182.

Scupiensky F. X., 1928. Etude bio-cytologique de Didymium difforme. Act. Soc. bot. Polon.

Schünemann F., 1930. Untersuch. über Sexualität der Myxomyceten. Planta, B. 9.

ЧАСТЬ III

ОЧЕРК РАЗВИТИЯ МИКОЛОГИИ

Исходя из общего содержания и подхода к изучаемым явлениям, мы можем различить три основных периода в развития микологии.

Первый или старый период—от древности до середины XIX столетия. Содержание его в основном заключается в начальном освоении разнообразия форм грибов, причем они понимались статически, как готовые неизменные единицы.

Второй или новый период—от середины до конца XIX столетия. Он резко отличается от предыдущего динамическим или историческим пониманием грибных организмов. Основное содержание его заключается в изучении онтогенеза и циклов развития грибов, а затем и их филогенеза. Кроме того, для этого периода характерно изучение паразитных грибов и их значения как возбудителей болезни растений (начало научной фитопатологии, основывающейся на микологии).

Третий или новейший период — с конца XIX столетия. Он не так резко отграничен от предыдущего, от которого полностью воспринял динамический и исторический подход к грибным организмам. Основное отличие его заключается в введении цитологического метода, специального изучения судьбы клеточных ядер в течение онтогенеза (кариогамия, гаплоидная и диплоидная фаза и т. д.).

Также характерно для этого периода микологии широкое введение экспериментальных методов при изучении половой функции (главным образом в направлении гетероталлизма и гибридизации), а также при изучении условий жизни грибов и пр.

Глава первая

СТАРЫЙ ПЕРИОД: ОТ ДРЕВНОСТИ ДО Э. ФРИЗА

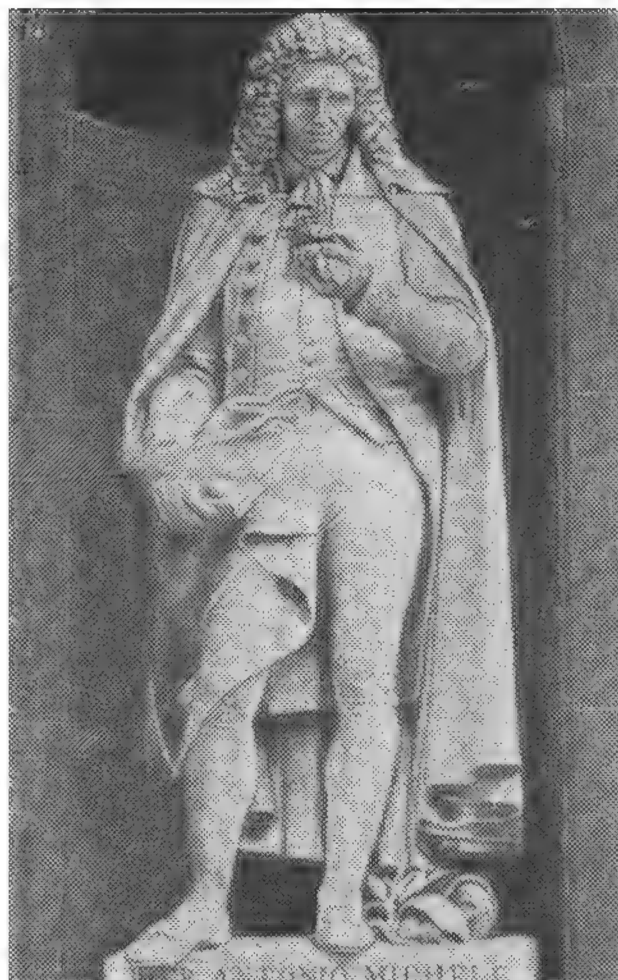
Некоторые отрывочные сведения о грибах можно найти уже у «отца ботаники», греческого ученого Теофраста (IV век до н. э.)[1]. Конечно, ему известны главным образом крупные съедобные грибы. Из них он отмечает специально шампиньон (греческое название — μύκης, отсюда и все грибы получили такое название, в латинской транскрипции — mycetes). Упоминает он также о сморчках, трюфелях и некоторых других. У Теофраста имеется даже название ἐρυσίβη (erysiphe в латинской транскрипции), где объединяются и собственно мучнистая роса и ржавчина [2]. Впрочем, у Теофраста эти болезненные явления, в современном понимании вызываемые соответственными микроскопическими грибами, имеют другое объяснение: изменения частей самого растения под влиянием избыточной влажности [3].

У авторов классического Рима, Диоскорида, Плиния (I век н. э). и др., также можно найти ряд описаний или только упоминаний о различных крупных грибах. У Диоскорида, занятого главным образом медицинскими расте-

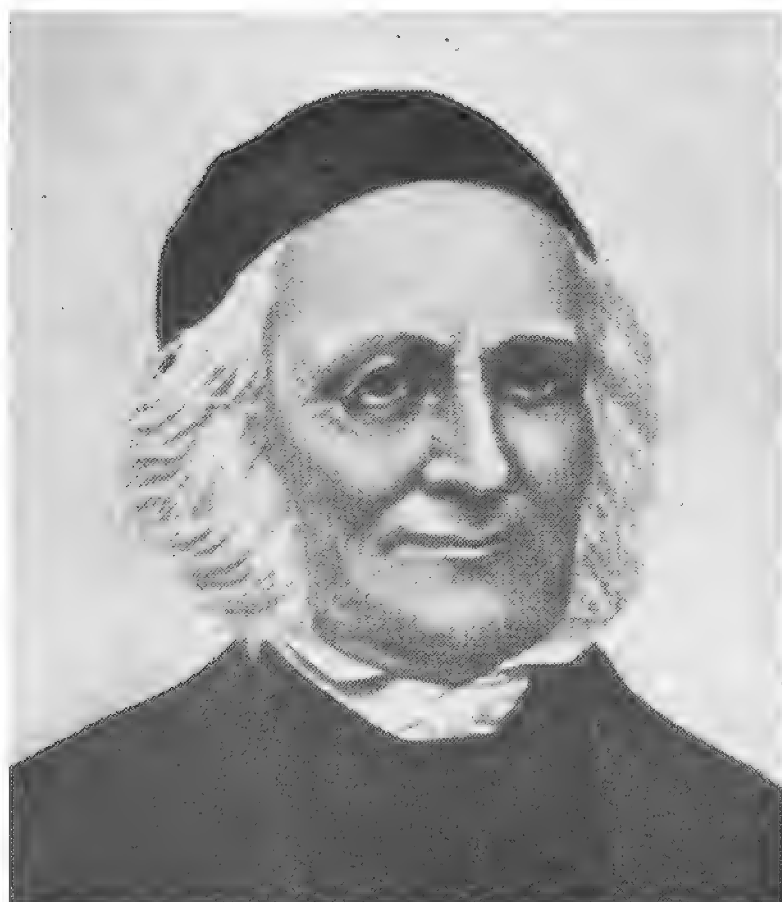
[1] 1. История растений. 2. О причинах растений.

[2] Ржавчина хлебных растений упоминается также в Библии.

[3] Интересно, что такие представления о болезнях растений, вызываемых паразитными грибами, удержались очень долго. Еще в первой половине XIX столетия, несмотря на применение микроскопического метода, их толковали как «сыпи», т. е. перерождение тканей самого растения, а не как особые паразитные организмы.



Микели 1679—1737 (Флоренция)



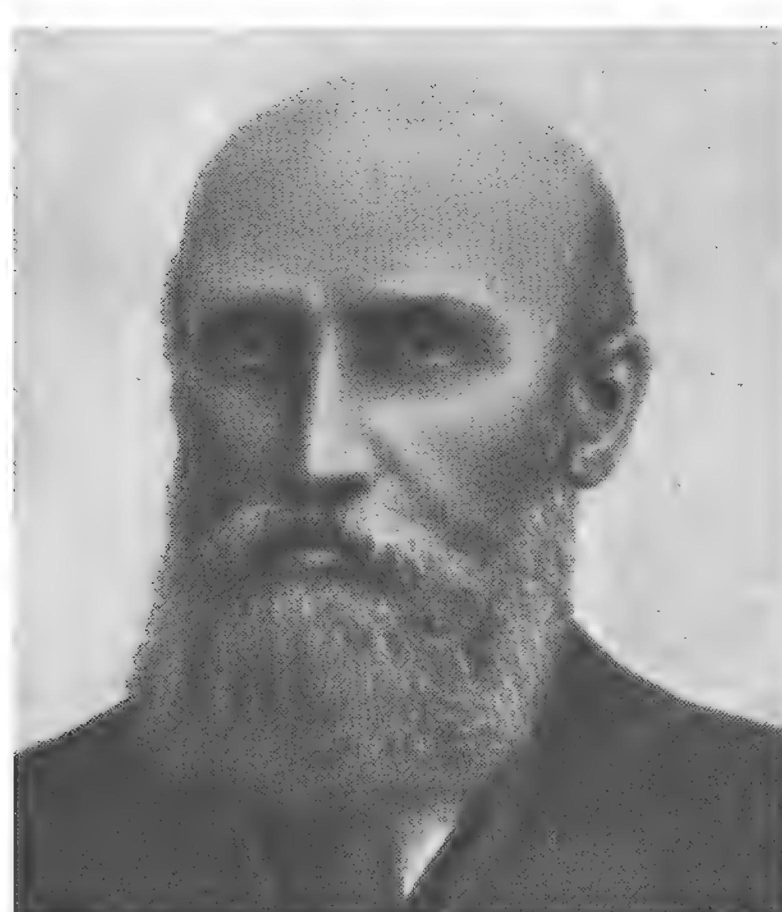
Э. Фриз 1794—1878



А. де Бари 1831—1888



О. Брефельд 1839—1925



М. С. Воронин 1838—1903



Э. Фишер 1861—1940



Г. Клебс 1857—1918



П. Данжар 1862



А. А. Ячевский 1863—1932



В. А. Траншель 1868



Г. Книп 1881—1930

ниями, тем не менее грибам посвящается целых две главы его сочинения[1]. Здесь наряду с указаниями на различные съедобные и ядовитые грибы описывается лиственничный трутовик (Fomes officinalis) и указывается его применение для лечебных целей[2].

У Плиния[3] имеется даже как бы попытка первой классификации грибов, в виде разделения их на две группы: 1) съедобные (fungi esculenti), 2) несъедобные и ядовитые (fungi noxici et perniciosi). Вообще, у Плиния содержится довольно обильный, хотя и не всегда достаточно проверенный материал о грибах. Как пример вполне конкретных и интересных данных можно привести его указание на обилие трутовиков в лесах Галлии на стволах деревьев и пнях, причем он правильно толкует их как грибы и отмечает даже, что ночью можно наблюдать свечение таких пней с грибами на них.

В связи с сравнительно высокоразвитым земледелием древнего Рима у латинских ученых и даже поэтов того времени (например у Вергилия) уделяется известное внимание и болезням растений, таким как ржавчина, головня, мучнистая роса и пр. Однако понимание их остается таким же, как и у Теофраста, т. е. с грибами их не связывают.

Вообще, повидимому, в императорском Риме были неплохо осведомлены о грибах. Римские гастрономы высоко ценили съедобный цезарский гриб (Amanita caesarea), носивший в Риме название Boletus. Среди других известных сортов он считался первым или царем (fungorum princeps)[4]. Один из императоров (Клавдий) даже умер, объевшись этим лакомым блюдом[5].

Политическое падение Рима повлекло за собой и падение классической науки, в частности и тех элементарных отрывочных сведений о грибах, на которые было указано выше. По крайней мере мы не имеем указаний на какое-либо развитие микологических знаний в средние века за исключением пересказа классиков различными комментаторами.

Дело изменяется в эпоху Возрождения, когда возродилось и сознание необходимости непосредственного изучения природы. В ботанике это выразилось прежде всего в изучении разнообразия растений, населяющих различные европейские страны. С XVI столетия это направление особенно развилось в центральной Европе — в Германии, где начали появляться довольно многочисленные «травники» (Kräuterbücher), содержащие описания и изображения местных растений с некоторыми указаниями на их местообитания и свойства, особенно лекарственные и ядовитые. Естественно, что внимание здесь было обращено сначала на высшие, преимущественно цветковые растения, как более бросающиеся в глаза и более знакомые по повседневной жизни. Однако, немного спустя, стали изучать и грибы, конечно, только крупные, легко замечаемые невооруженным глазом. Так, в объемистом (около 500 стр. in 4°) травнике Бока особая глава посвящена грибам[6]. В ней на пяти страницах содержится краткое описание около десятка шляпных грибов и трутовиков и

---

[1] P. Dioscoridis de materia medica libri quinque.

[2] Fomes officinalis называется у Диоскорида agaricus (по-гречески ἀγάρικος). Вероятно, с тех пор и в современной фармакопее сохранилось название этого гриба Agaricus officinalis (агарик аптечный).

[3] C. Plinü secundi naturalis historiae libri XXVII.

[4] «Бедным друзьям подаются другие грибы, но неважного сорта; Boleti — хозяину»... (Ювенал, Сатира V). В Сатириконе Петрония, относящемся к той же эпохе Ювенала (I век н. э.), чванливый богач Тримальхион уверяет, что он выписал «семена» Boletus из Индии.

[5] Высказывалось подозрение, что в данном случае было умышленное отравление Клавдия его женой Агриппиной (матерью императора Нерона). Ювенал следующим образом продолжает упомянутую сатиру: ...«Boleti — хозяину. Клавдий такие же кушал за столом у жены, но после того он уж не ел ничего» (умер). Такого рода отравления грибами, повидимому, нередко практиковались в императорском Риме для того, чтобы без шума удалить политических и иных противников. Можно думать, что в этих случаях жертву вероломно угощали блюдом, приготовленным не из цезарского гриба, а из какого-нибудь похожего по внешности, но ядовитого вида Amanita, например из крайне ядовитой бледной поганки (Amanita phalloides). Если принять такое вероятное предположение, то нужно признать наличие в императорском Риме значительных знаний свойств шляпных грибов и уменье тонко ими пользоваться для тех или иных целей.

[6] H. Bock, Kräutterbuch, Strassburg, 1595.

дается одно из первых изображений грибов (рис. 318). В тексте описываютс распространение, время появления, свойства (ядовитые и съедобные) и дан способы приготовления приводимых форм. Одновременно делаются сопост вления с авторами классической древности (Теофраст, Диоскорид, Плиний и др

Значительно больше аналогичных данных можно найти у Клузиус (C. Clusius или Ch. l'Ecluse). Этот выдающийся ботаник XVI—XVII века, наряд с значительным числом флористических исследований цветковых растений п разным странам Европы, дал специальную монографию грибов Венгрии[1]. ней на 3-х стр. in 4^0 даются описания и изображения около пятидесяти родов сотни видов, конечно, также только крупных, бросающихся в глаза форм. Изо бражения их довольно примитивны, как это видно из рис. 319 и не могут итт в сравнение с рисунками цветковых растений, помещенными в той же книге Это указывает, конечно, на разную высоту понима ния организации той и другой группы. Однако все таки большинство описанных Клузиусом грибов мож но довольно точно идентифицировать.

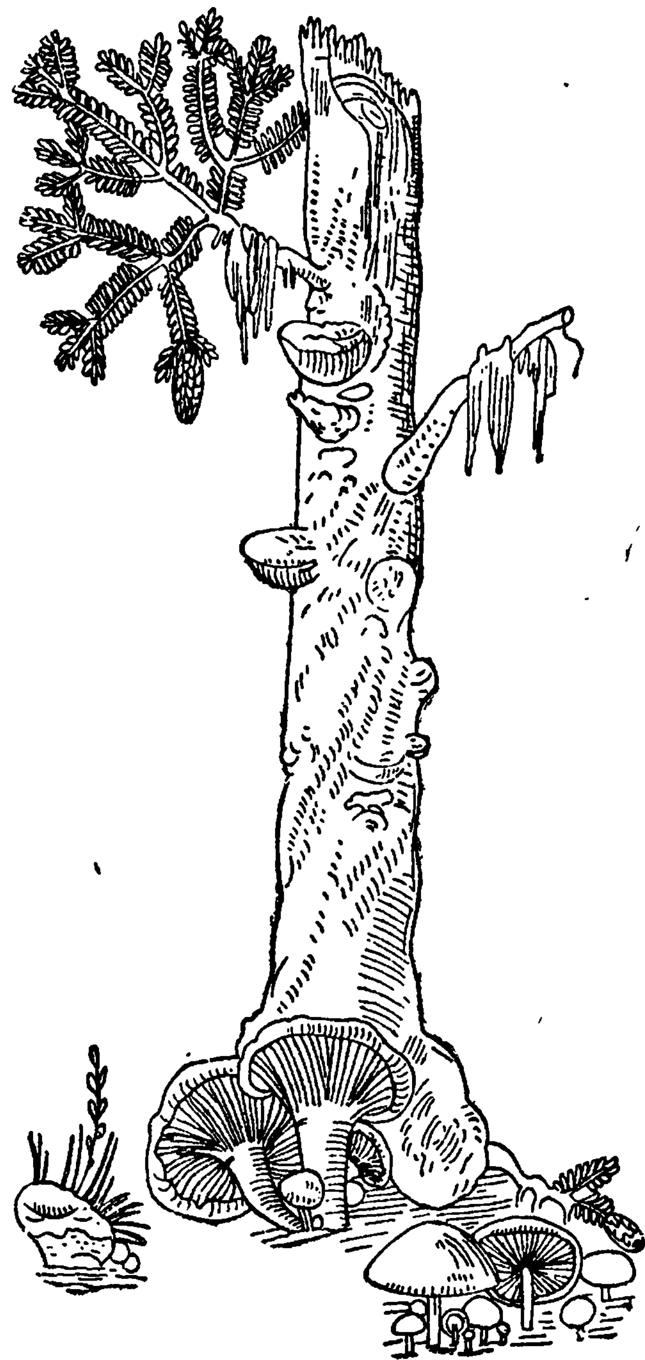


Рис. 318. Рисунок Бока (1595 г.). На стволе пихты—трутовики, на земле—шляпные грибы.

В том же преимущественно направлении, соби рания и описания форм, продолжалась и дальней шая ботаническая работа в XVII—XVIII столетиях При этом по высшим растениям накопившийся обиль ный материал стал все больше требовать его клас сификации. Появились системы растений, причем, несмотря на общие представления о видах как постоянных и независимых единицах, скоро был нащупан ряд естественных группировок, сохранивших свое значение и до настоящего времени (например семейства бобовых, зонтичных, крестоцветных и др.). Это было достигнуто главным образом благодаря тому, что у цветковых растений в классификациях стали использовать очень удачные для этой цели признаки: строение органов, связанных с размножением (цветов, плодов и семян).

Некоторые из тех же ботаников-систематиков XVII—XVIII века, занятых в основном цветковыми растениями, попутно и в том же направлении изучали также и грибы. Специалистов-микологов в то время еще не выявилось. Полученный в результате такого попутного изучения фактический материал был гораздо менее обильным, чем по цветковым растениям, а классификация его стояла на более примитивном уровне. Последнее понятно, так как у грибов еще не были обнаружены те основные органы размножения, которые сейчас кладутся в основу их естественной классификации. Изучение их требовало более совершенной микроскопической методики, а микроскоп вообще был не в очень большой чести у большинства ботаников XVII—XVIII века. Если же некоторые и пытались микроскопически изучать грибы, то, перенося сюда представления о цветковых растениях, впадали в ошибки, например, находили у них цветы и семена, как это описал итальянский ботаник Микели[2].

Классификации грибов (только макроскопических) основывались в то время (и еще позднее) почти исключительно на внешней форме, присутствии или отсутствии шляпки и пластинок на ее нижней стороне и т. п. Это влекло за собой ряд крупных ошибок, например объединение сморчков с болетусами у Турнефора (XVII век) и т. п.

---

[1] C. Clusii Fungorum in Pannonias observatorum brevis historia; в общем томе под заглавием: C. Clusii Rariorum plantarum historia, Antverpiae, 1601.

[2] P. Micheli, Nova plantarum genera, Firenze, 1729.

Завершивший классификаторское направление в ботанике XVII—XVIII века знаменитый К. Линней непосредственно для микологии дал очень мало, если не считать того, что своим авторитетом окончательно закрепил в глазах ботаников принадлежность грибов к растительному царству. (Вопрос о положении грибов, столь отличающихся от остальных растений по внешнему виду, у многих возбуждал сомнения. Несколько раньше даже сам Линней склонялся к отнесению грибов вместе с полипами к животным.) В линнеевской «Системе природы» [1] содержится всего 10 родов грибов с 95 видами. Это меньше, чем даже в местной (венгерской) монографии Клузиуса, опубликованной почти на 150 лет раньше. Самые роды грибов устанавливаются Линнеем довольно примитивно и с ошибками, на основании только внешней формы. Например, он объединяет Phallus со сморчками, трюфель — с дождевиком. Общее отношение «отца систематики» к грибам характеризует его определение их как хаос (Fungorum ordo Chaos est).

Однако огромная работа Линнея по приведению в порядок ботанической систематики не могла не иметь влияния и на дальнейшее развитие микологии. Она подготовила почву для работы продолжателей его дела специалистов микологов, работавших уже в начале XIX столетия. Среди таких непосредственных продолжателей Линнея нужно указать немецкого ботаника Линка, описавшего значительное число новых видов грибов и переработавшего для 4-го издания линнеевских Species plantarum группы Hyphomycetae и Gymnomycetae (1824—25 г.). Особенно же важные новые шаги в области микологической систематики были сделаны Персооном и Фризом.

Персоон (Persoon), голландец по происхождению (родом из Капштадта), работал большую часть жизни как врач в Париже, но опубликовал ряд трудов по систематике грибов. Главнейший из них, двухтомный Synopsis methodica fungorum (1801), содержит довольно подробно разработанную систему грибов, притом охватывающую не только крупные формы, но и значительное число микроскопических. Система эта несомненно искусственная (других в то время и быть не могло). Она делит грибы на два класса: покрытоплодных (Angiocarpi) и открытоплодных (Gymnocarpi). В том и другом классах устанавливаются порядки, главным образом на основании признаков консистенции (мясистая, твердая, кожистая и т. д.), причем в одном порядке можно найти такие соединения как Lycoperdon (гастеромицет), Lycogala (миксомицет), Tuber (аскомицет) и Mucor (фикомицет), или в другом — Clavaria (гименомицет) и Geoglossum (аскомицет), или — Helvella (аскомицет) и Tremella (базидиомицет). Гифомицеты присоединяются в качестве порядка Byssoidei к открытоплодным, главную массу которых составляют формы, относимые сейчас к гименомицетам. Вместе с тем в отдельных более мелких группировках (видов и родов) наблюдается значительное систематическое чутье и замечаются эволюционные устремления в духе Ламарка, который мог влиять на Персоона не только своими литературными трудами, но и путем личного общения.

В синопсисе Персоона содержится больше 70 родов и очень значительное число видов. Описания их настолько ясны и точны, что многие из них сохранились и до настоящего времени. Книга Персоона в течение почти 30 лет являлась единственной полной сводкой по систематике грибов, пользуясь которой можно было не только определить ту или другую форму, но и найти место в системе для устанавливаемой новой. Поэтому она имела очень большое значение для дальнейшего развития систематики грибов первой четверти XIX столетия.

Е. Фриз (E. Fries) был профессором университета в Лунде в Швеции и всю свою долгую жизнь занимался систематикой грибов. Из большого числа работ его особенно важна Systema mycologicum [2]. Этот фундаментальный труд Фриза в общем аналогичен синопсису Персоона, но фактическое содержание его гораздо обильнее. Здесь содержится описание уже многих сотен родов и нескольких тысяч видов, причем среди последних много микроскопических.

[1] Caroli Linnaei systema naturae, Ed. I, 1735.

[2] E. Fries, Systema mycologicum, vol. I—III (основные); + 2 тома дополнений и 1 том — алфавитный указатель. 1821—1832.

И систематические группировки у Фриза построены по-иному. Прежде всего он делит грибы на 4 класса:

1. Кониомицеты (Coniomycetes) — эпифиты и эндофиты на растениях из очень разных современных групп.

2. Гифомицеты (Hyphomycetes) — в общем соответствуют современным гифомицетам.

3. Гастеромицеты (Gasteromycetes) — сюда относятся все грибы с замкнутыми плодовыми телами, т. е. не только современные гастеромицеты, но и многие сумчатые, как Eurotium, трюфели, пиреномицеты, а также мукоровые и др.

4. Гименомицеты (Hymenomycetes) — кроме современных гименомицетов охватывают и многие сумчатые грибы (Peziza и др.).

Как видим, основные разделения в системе Фриза весьма несовершенны. Главный недостаток их в том, что не учтено коренное значение для классификации сумки и базидии, в результате чего нередко аскомицеты и базидиомицеты сваливаются в одну кучу. Конечно, этот недостаток объясняется в значительной степени общим состоянием науки того времени, в частности, слабо развитой техникой микроскопического исследования, но все-таки нужно признать, что Фриз, этот крупнейший знаток грибных форм, не смог подняться в этом коренном вопросе над общим уровнем посредственности. Этот упрек относится в первую очередь к крупным подразделениям его системы (классам). В более мелких (порядки) его интуиция систематики часто берет верх над несовершенством знаний, например, в установлении естественного порядка пиреномицетов, однако рядом в другом порядке трюфели сближены с Phallus и т. п. Еще более сказывается систематическое чутье Фриза в установлении более мелких категорий. Здесь он стоит почти на уровне современной науки, сохранившей большинство установленных им видов и родов или секций последних.

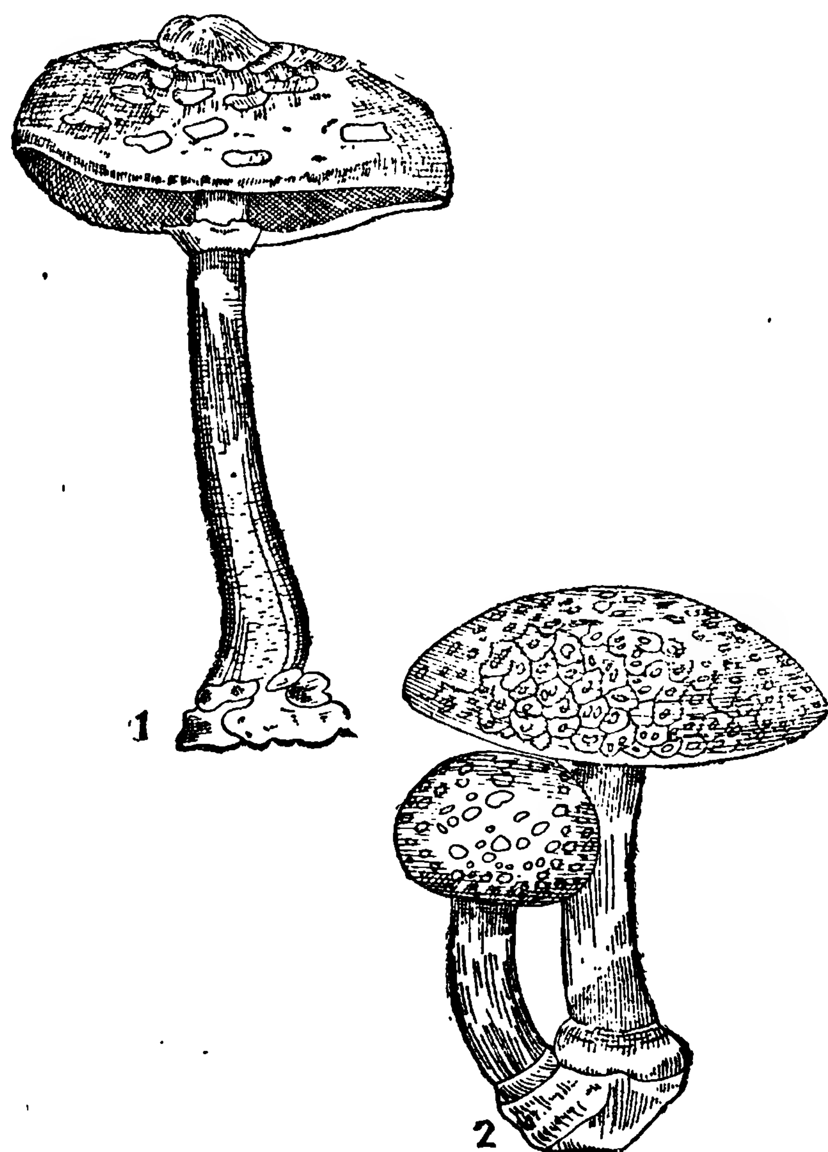


Рис. 319. Рисунки Клузиуса (1601 г.): *1* — Pholiota procera, *2* — Amanita muscaria.

Общая четкость построения системы Фриза и обилие представленных в ней хорошо описанных форм сделали его «микологическую систему» и некоторые другие его сочинения настольными для ряда поколений микологов-систематиков. Даже и до настоящего времени они не утратили для них своего актуального значения.

Персоона и Фриза можно назвать своего рода «коллективным Линнеем» микологии, так как преимущественно их трудами микология была поставлена на тот же уровень, на какой Линней поставил систематику цветковых растений. Нужно отметить, что это произошло с значительным запозданием — почти на 100 лет по сравнению с Линнеем, что объясняется не только большей трудностью изучения грибов, требующего применения микроскопического метода, но и тем, что они не имеют такого практического значения, не так широко распространены, менее бросаются в глаза и привлекали поэтому к себе не столь широкие круги ботаников.

К Персоону и Фризу нужно присоединить еще немецкого миколога К о р д а (Corda). Последний особенно известен своим шеститомным атласом [1], содержащим довольно точные изображения и описания многочисленных преимущественно микроскопических грибов. Среди них очень много новых для науки.

[1] Corda, Icones fungorum, v. I—VI, 1837—1859.

Указанное сочинение сохранило поэтому свое значение и до настоящего времени. С исторической точки зрения значение Корда еще больше, пожалуй, заключается в его методе. В противоположность другим микологам-систематикам своего времени он был сравнительно хорошим микроскопистом и смог довольно точно и подробно изучить строение разбираемых им форм, не ограничиваясь, как это часто делали раньше, только признаками, считаемыми за диагностические. Таким образом, работами Корда микология была поднята на более высокую ступень, приближаясь несколько к тому, еще более тонкому, микроскопическому исследованию, которое наступило несколько позднее в связи с изучением не только строения, но и истории развития грибов.

В разобранных выше системах Персоона, Фриза и примыкающего к последнему Корда основное значение придается месту образования спор: на поверхности или внутри плодового тела, широким слоем или небольшими группами и даже одиночно и т. п. Однако при этом не учитывался способ их возникновения: на поверхности спорообразующего органа (базидия) или внутри его (сумка). Поэтому сумчатые и базидиальные грибы часто перемешивались в одной и той же группе. Даже Корда, который, судя по его рисункам, недурно разобрался в строении и даже отчасти развитии сумки и базидии, не сумел применить этого в своих систематических подразделениях, где он некритически следовал за Фризом (рис. 320).

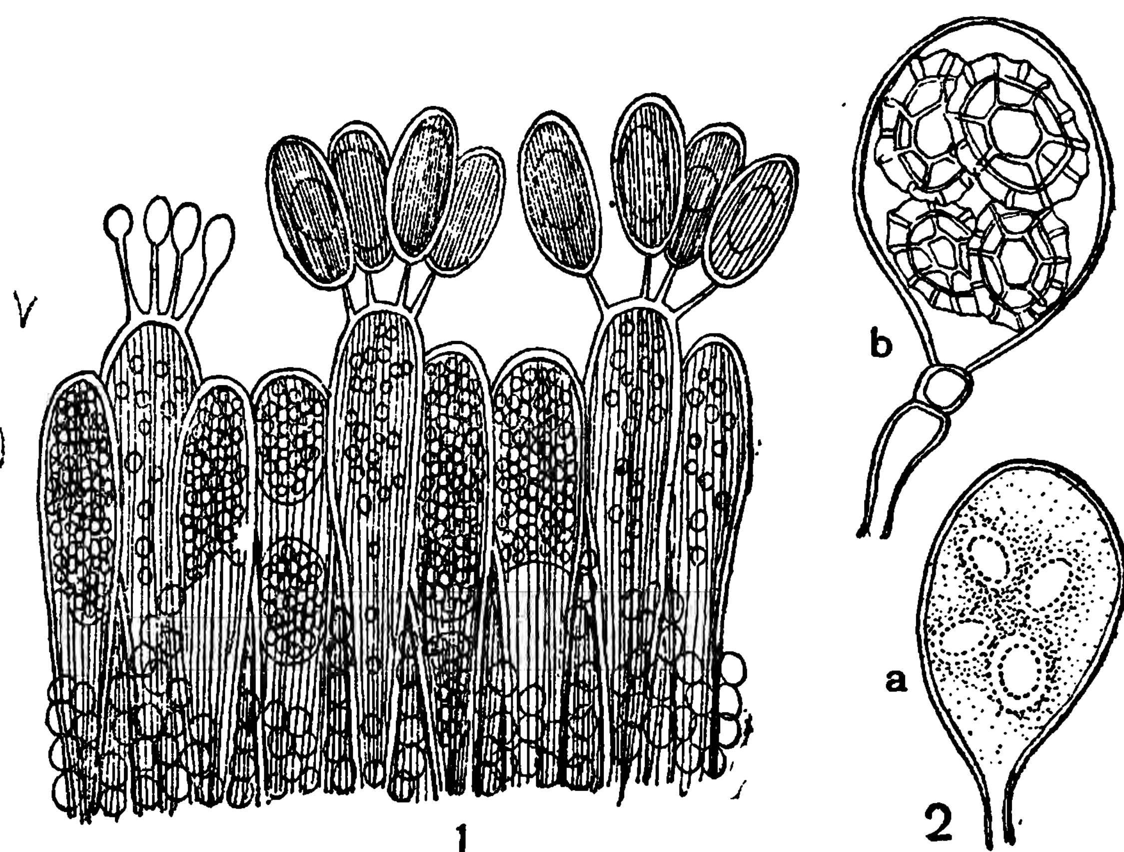


Рис. 320. Рисунки Корда (1840 г.): *1* — базидии Collybia radicata; *2* — сумки Tuber brumale, *a* — молодая, *b* — взрослая.

Создавшаяся благодаря этому путаница была разъяснена французским автором Левейе. В своих работах о строении гимения[1] он дал название базидии для спороносцев с экзогенным образованием спор и сохранил старое название тека (сумка), известное еще Персоону, только для тех, которые имеют эндогенные споры. В соответствии с этим Левейе предложил разделить грибы прежде всего на Basidiospori и Thecospori, что соответствует в общем и современным основным разделам: базидиомицеты и аскомицеты. В каждой из этих основных групп дальнейшие разделения производятся уже на основании положения спороносных органов: внутри или на поверхности плодового тела и т. п.

Благодаря этим коренным исправлениям Левейе, внесенным в сравнительно подробно разработанную систему Фриза, последняя стала более приближаться к современным системам и еще долго могла служить основной базой для работы микологов-систематиков.

Работами Фриза и других примыкавших к нему микологов-систематиков первой половины XIX века завершается формально-систематический период микологии, когда единственными задачами изучения грибов считали собирание и описание форм и их формальную классификацию. После этого начинается новый период, далее переходящий в современность.

Прежде чем перейти к его обзору, необходимо несколько осветить еще те общие представления о природе грибов, их организации и возникновении, какие существовали в старом периоде, начиная от древности и до половины XIX столетия.

---

[1] Leveille J. V., 1) Recherches sur l'hymenium des Champignons, Ann. Sci. nat., 1836; 2) Considerations mycologiques suivies d'une nouvelle classification des Champignons, Paris, 1846.

Истинная природа грибов, даже тех крупных, которые были известны с глубокой древности, долгое время оставалась загадкой. Их своеобразная форма, так отличающаяся от других растений, быстрое и частое массовое появление при отсутствии каких-либо известных способов размножения вроде семян, нередко заставляли даже ставить вопрос, к какому из основных разделов или царств природы их следует причислить (к растениям, животным, минералам или к какому-то особому четвертому царству).

В соответствии с общепринятыми тогда представлениями о самопроизвольном зарождении организмов появление грибов объясняли как результат сгущения испарений земли или гниющего вещества, как воздействие росы или ударов молнии, как «игру природы» и т. п. Им приписывали даже божественное происхождение. Вышеупомянутый Бок (стр. 417) следующим образом высказывается о природе грибов: «Все грибы — ни травы, ни корни, но сгущенная в жидкость влажность земли, гниющих деревьев или других гниющих предметов». В согласии с авторами древности он говорит о небесном происхождении грибов (Die Tubera mit dem Himmel etwas Vereinigung haben), а далее еще более определенно выражается, ссылаясь на Порфирия (один из древних авторов): «Грибы называются детьми богов, так как они родятся без семян, а не так, как другие (Der Götterkinder heissen Fungi und Tubera, darumb das sie on samen

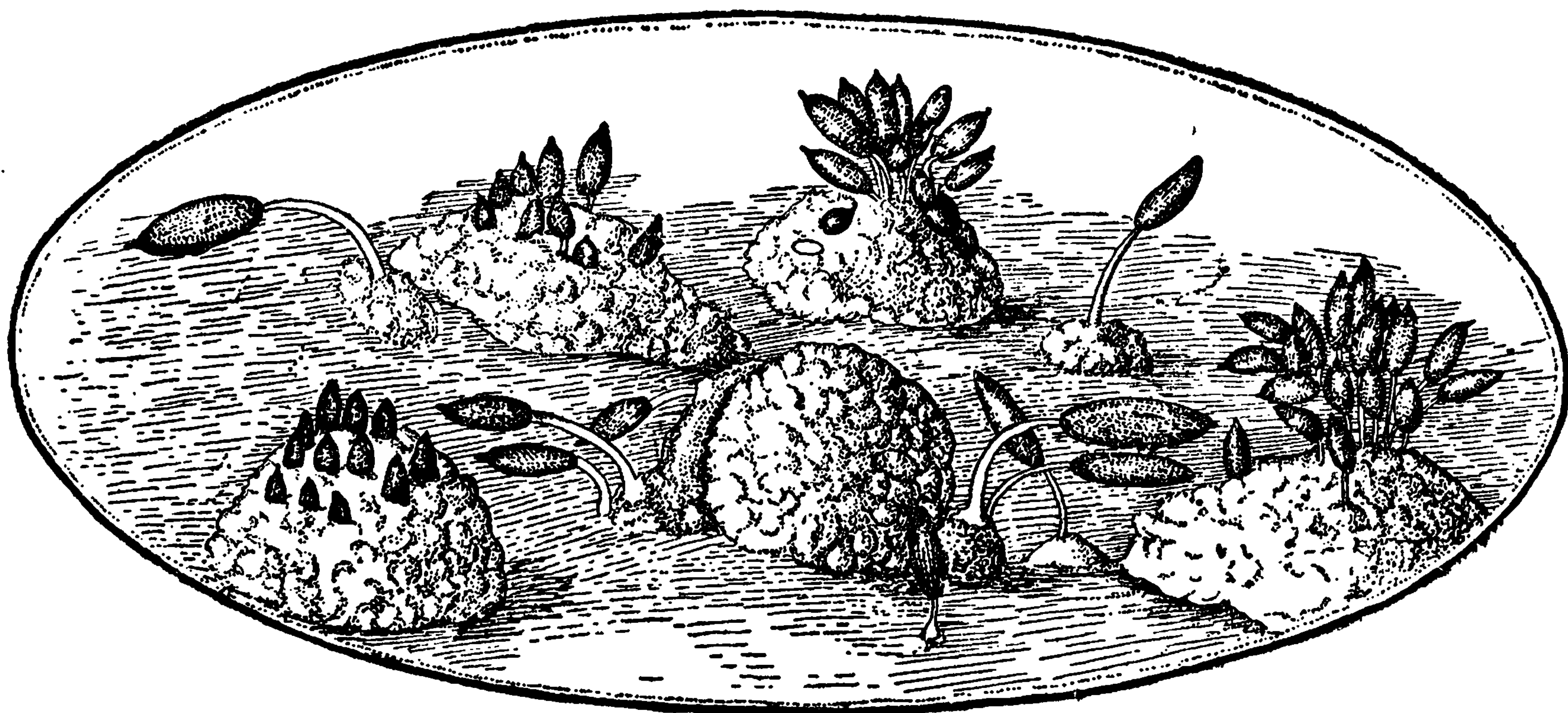


Рис. 321. Рисунок Р. Гука (1665 г.): телейтоспоры Phragmidium на листе розы.

und nit vie andere leut geboren werden — на старонемецком языке Бока). Высказывались, впрочем, и иные, но не менее курьезные мнения на этот счет. Так, известный французский ботаник Вейан (Vaillant) уже в XVIII веке честит грибы как «проклятое племя, изобретение дьявола, придуманное им для того, чтобы нарушать гармонию остальной природы, созданной богом, смущать и приводить в отчаяние ботаников-исследователей» [1].

Если так обстояло дело со сравнительно хорошо известными крупными грибами, то микроскопические формы, заметные невооруженному глазу в виде различных налетов и плесеней, уже поголовно всеми толковались как выделения того субстрата, на котором они находятся. Особенно много указаний такого рода имеется в старой литературе относительно паразитных грибов на растениях. Такие болезни, как головня, ржавчина, мучная роса и др., были известны еще греческим авторам и в библии, но понимания их природы, конечно, не было. В лучшем случае их объясняли как выделения растений под влиянием большой влажности или других естественных причин (Теофраст), а в худшем — как «божью кару» (библия). Эти же представления о болезнях растения грибного происхождения держались очень долго. Правда, уже первые микроскописты XVII века, Гук и Мальпиги, наблюдали под микроскопом некоторые ржавчинные грибы и довольно точно изображали их, так что сейчас можно без особого труда иден-

[1] Vaillant S., Discours sur la structure des fleurs, prononcé à Paris, au jardin du Roy, le 17 juin 1717, Leyde 1718. Botanicon parisiense, Lugduni Batav. 1727.

тифицировать изображенные виды (рис. 321, 322). Это, однако, не мешало тому, что и такие сложные, наблюдаемые под микроскопом структуры толковались как продукт видоизменения частей растения в процессе их разрушения от каких-то особых причин. Даже такой специалист, как Фриз, различавший немало видов ржавчинных грибов и объединивший их в особый порядок Hypodermi, тем не менее не решается признать их за группу особых организмов. В его представлении они не имеют собственного развития и размножения, а возникают путем самопроизвольного зарождения из клеток несущего их растения. Правда, он причисляет их все-таки к грибам, но с очень большой оговоркой. По его мнению, здесь нет настоящих видов, так как каждое отдельное растение представляет вместе с тем и особый вид ржавчины. Поэтому разных видов ржавчины на одном растении быть не может.

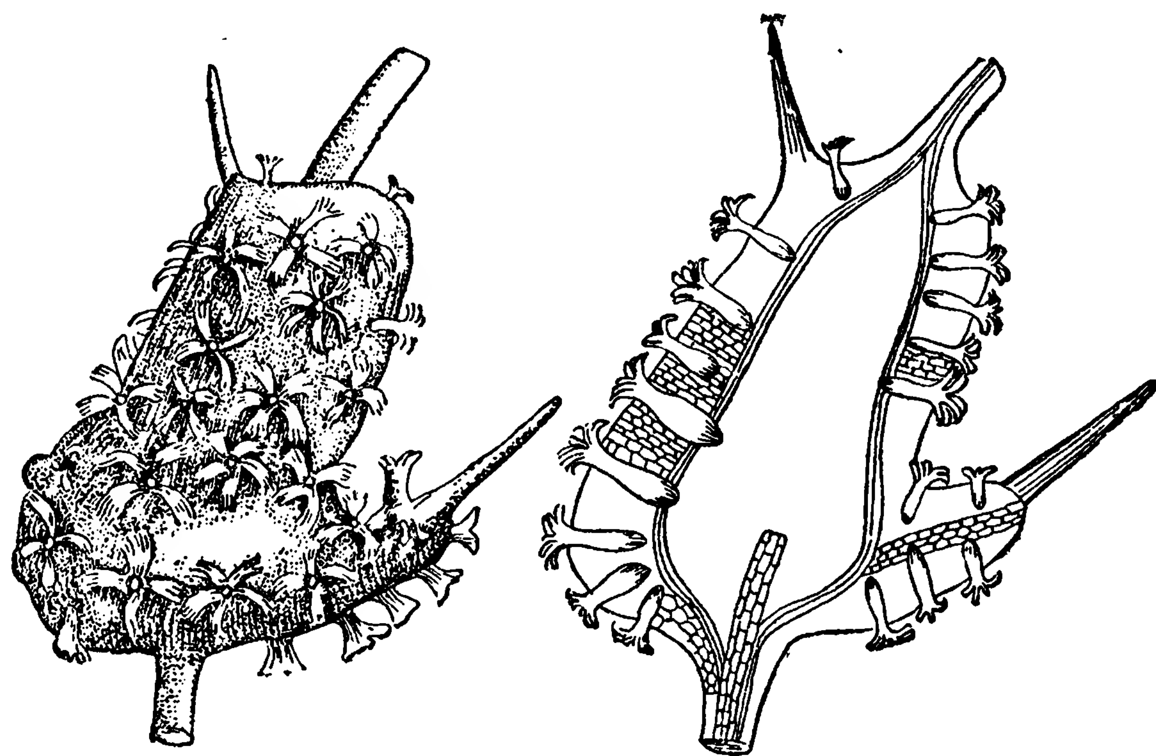


Рис. 322. Рисунок Мальпиги (1675 г.): опухоль на стебле боярышника, вызванная Gymnosporangium clavariaeforme; справа—она же в разрезе.

В 1833 г. Унгер опубликовал целую книгу «о сыпях растений», где аналогичные представления были развиты широко по отношению к различным болезням растений[1]. Они оставались общепринятыми до 50-х годов XIX столетия.

Наряду с указанными примитивными и иногда прямо курьезными взглядами на природу грибов уже в XVIII и начале XIX столетий были сделаны очень важные наблюдения. Так, еще в 1729 г. вышеупомянутый итальянский ученый Микели (Micheli) обнаружил у шляпных грибов споры и даже наблюдал их прорастание[2] (Микели назвал открытые им тельца, служащие для размножения, «семенами», название споры было предложено позднее в 1778 г. Гедвигом). Он описывает, что у Agaricus на обеих сторонах его пластинок располагаются округлые «семена», причем у одних представителей они расположены беспорядочно, а у других сближены по четыре. Отмечает он также, что у трюфелей находятся внутри особые пузырьки, а в них по два или по четыре семени. Микели подметил даже такие тонкие, трудно улавливаемые явления, как выбрасывание аскоспор у пецицы или отбрасывание споровой массы у Sphaerobolus, причем у последнего он довольно правильно описывает строение плодового тела и механизм отбрасыванья

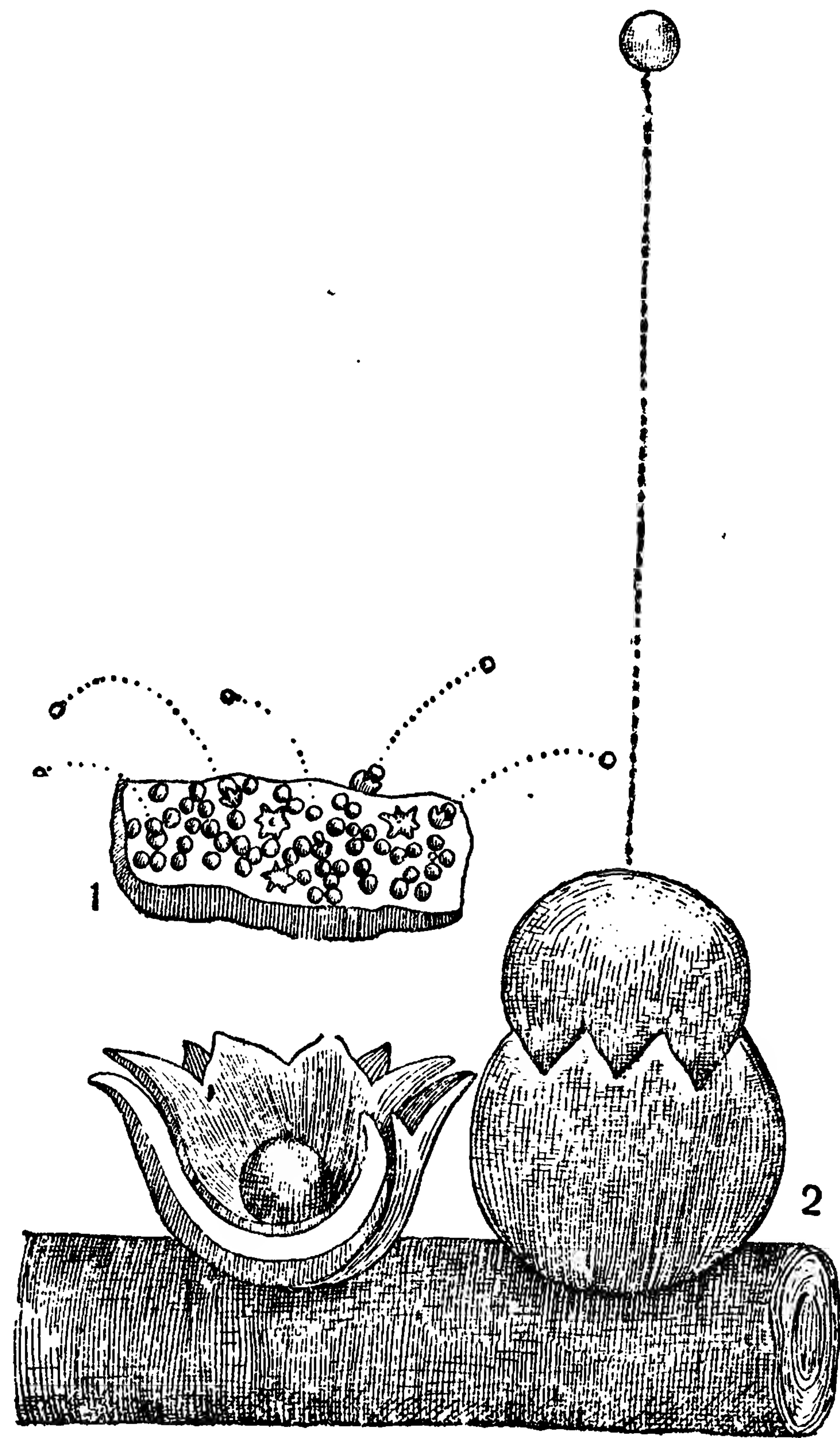


Рис. 323. Рисунок Микели (1729 г.): *1* — группа плодовых тел Sphaerobolus в естественную величину, показано отбрасывание споровой массы; *2* — то же, увеличено.

[1] Unger F., Exanthema der Pflanze, 1833.
[2] Micheli P., Nova plantarum genera. Firenze, 1729.

(рис. 323). Отбрасываемую массу он называет плодом, а содержащиеся в ней споры — семенами, давая поэтому всему грибу название Carpobolus (плодометатель). Из приведенных данных видно, что Микели был выдающимся наблюдателем, далеко опередившим свое время и глубже проникшим в природу грибов, чем кто-либо из его современников.

Лишь через 100 лет после него возобновились аналогичные исследования грибов. Так, в 1820 г. Неес фон Эзенбек посеял на хлеб споры мукора и через три дня получил здесь новые спорангии того же мукора [1]. В том же 1820 г. Эренберг (Ehrenberg) проследил под микроскопом прорастание спор мукора и развитие мицелия, а также наблюдал образование зигот у спородинии и даже истолковал это как своеобразный половой процесс [2]. В 1834 г. Дютроше (Dutrochet) доказывал, что шляпные и другие крупные грибы есть только плодоношение нитевидных разветвленных растений, скрытых обыкновенно под землей (то, что мы называем сейчас мицелием; микологи-систематики того времени называли его Byssus, как особый род грибов из гифомицетов, хотя название мицелий было предложено еще в 1805 г. Траттиником).

Однако эти и аналогичные им наблюдения, имеющие с современной точки зрения важнейшее значение для освещения истинной природы грибов, опять мало привлекли к себе внимания в то время, так как научная мысль была направлена на другое: на описание форм и их классификацию. Если же иногда и делались попытки дальнейшего развития указанных фактических наблюдений, то они по состоянию науки того времени часто приводили к ошибочным заключениям. Так, Микели, обнаружив у шляпных грибов споры и истолковав их как семена, задался целью найти те «цветки», в которых могли бы образоваться эти семена, подобно тому как они образуются у цветковых растений. За таковые он принял цистиды гимениального слоя, истолковав их как однотычиночные цветки, лишенные околоцветника. Лишь через сто лет Левейе (1836) разъяснил истинную природу этих мнимых цветков и дал им современное название цистиды. Однако и позднее Корда (1837 и 1842 гг.) считал их чем-то вроде мужских половых органов, аналогичных тычинкам, называя их антерами или поллинариями. Даже в 1875 г. в «Докладах» Парижской Академии наук появилась статья Сикара, где описывалось образование в цистидах телец, которые оплодотворяют затем базидии. Интересно, что указанная статья была представлена (и, стало быть, одобрена) знаменитым ботаником того времени, академиком Броньяром, работавшим также и по микологии.

Из приведенного примера можно видеть, как долго могут держаться последствия ошибки, сделанной при попытке пойти дальше, чем позволяли наблюдения и состояние науки. Только позднее, во второй половине XIX столетия, такие попытки, сводящиеся в основном к изучению истории развития, или онтогенеза, получили более подходящую почву.

Глава вторая

НОВЫЙ ПЕРИОД: ОТ ТЮЛЯНА И ДЕ БАРИ ДО КОНЦА XIX СТОЛЕТИЯ

В тридцатых-сороковых годах XIX столетия развитие ботаники выдвинуло наряду с систематикой новые, более общие биологические проблемы: клеточного строения растений и истории развития, или онтогенеза. Это новое направление, которое его приверженцы называли «научной или физиологической ботаникой», очень быстро распространилось, привлекая к себе первоклассных исследователей, и оказало большое влияние на многие частные ботанические дисциплины. В их числе и микология середины XIX столетия начала радикально изменять свое содержание, и это время можно считать началом ее нового периода.

---

[1] Nees von Esenbeck, Ueber die Fortpflanzung der Pilze. Flora 1820.

[2] Ehrenberg C., Syzygites eine neue Pilzschimmelgattung. Verhandl. Naturfreunde, Berlin, 1820.

Конечно, указанная перестройка происходила не вполне автономно, а в значительной степени под влиянием хозяйственных запросов, в частности, запросов земледелия, вообще наиболее связанного с ботаникой. А как раз в этот период в Европе параллельно с ее индустриализацией происходила усиленная интенсификация сельского хозяйства, предъявлявшего новые требования к науке. Специально микология была призвана особенно к изучению болезней растений. Если раньше при экстенсивном хозяйстве на болезни растений можно было смотреть лишь умозрительно, то интенсификация хозяйства требовала конкретного знания болезней и их причин, чтобы этим обосновать мероприятия по борьбе с ними. Как раз одним из первых шагов нового периода микологии и было установление грибной природы многих важнейших болезней культурных растений. А отсюда и в дальнейшем внимание микологии было особенно направлено на изучение паразитных грибов, притом не только со стороны систематической, но и со стороны условий их существования и развития. Таким образом, микология этого периода оказалась основной научной базой для учения о болезнях растений, или фитопатологии. В результате обе дисциплины, взаимно влияя друг на друга, тесно сблизились в этот период почти до слияния.

Таким образом, новый период микологии резко отличается от старого следующими основными чертами:

1. Вводится и разрабатывается далее учение о паразитных грибах как основной причине болезней растений. Этим устанавливается теснейшая связь между микологией и фитопатологией.

2. Наиболее существенным собственно для микологии, вне ее значения для фитопатологии, нужно признать введение метода изучения онтогенеза и в том числе циклов развития. Успехам метода онтогенеза очень способствовало то обстоятельство, что в связи с развитием клеточного учения и улучшением микроскопической техники углубилось понимание наблюдаемых микроскопических структур, которые у грибов часто менее четки и труднее поддаются микроскопическому изучению, чем, например, соответственные структуры у высших растений. В связи с этим изучением онтогенеза вводится и совершенствуется далее метод культуры изучаемых грибов в условиях эксперимента.

3. Перенесение центра тяжести изучения на онтогенез и циклы развития меняет положение систематики. Конечно, она сохраняется, но теряет свое монопольное положение, какое она по существу имела в старом периоде микологии. Вместе с тем систематика грибов получает новые задачи. Не формальная классификация, как это было раньше, ставится ее целью, а выяснение естественных группировок на основании изучения совокупности всех черт организации и специально развития (естественные системы). Вскоре в связи с распространением дарвиновского учения это новое направление в систематике грибов получает более широкое и конкретное содержание: выяснение родственных взаимоотношений систематических единиц и путей их происхождения (филогенетические системы).

Основоположниками этого нового направления микологии, ставящего ее на уровень современной науки со своими широкими задачами и особыми методами, нужно считать Тюляна и де Бари.

Тюлян (L. R. Tulasne) был профессором и членом Академии Наук в Париже. Здесь, отчасти совместно со своим братом (Ch. Tulasne), он произвел очень много превосходных исследований по разным группам грибов: мучнеросным, пиреномицетам, дискомицетам, головневым, ржавчинным, по подземным грибам и др. [1] Новым и характерным для большинства этих исследований оказывается то, что в них авторы обращают большое внимание не только на готовое строение, но и на историю развития, ставя перед собой задачу проследить изменения гриба в течение его жизненного цикла. Они изучают прорастание спор, в том числе и таких, как головневые споры или телейтоспоры ржавчинников, причем устанавливают их особый тип прорастания: не мицелием,

[1] Tulasne, Fungi hypogaei, Paris, 1851; Memoire sur les Ustilaginees comparées aux Uredinées, Ann. sci. nat. 1847; Nouvelles observations sur les Uredinées, Ann. sci. nat. 1856; Selecta fungorum carpologia, v. I—III, Paris, 1857—1865 и др.

а образованием «промицелия» и на нем «споридий» (сейчас мы называем их чаще фрагмобазидией и базидиоспорами, однако тюляновские термины нередко встречаются и в современных работах). Наиболее важный общий вывод из работ братьев Тюлян — установление того, что они назвали плеоморфизмом грибов, т. е. образование одним видом разных спороношений, сменяющих друг друга в течение цикла развития. Эти спороношения обычно настолько резко отличаются друг от друга по внешности, что, будучи часто известными и раньше, относились обычно не только к разным видам и родам, но даже к разным семействам, порядкам и классам в системе грибов. Таким образом, Тюлян установил, например, что Oidium и Erysiphe есть только стадии развития одного гриба (конидиальное и сумчатое спороношения). То же было установлено у ржавчинных. Здесь уже и раньше различали Aecidiolum (пикниды), Aecidium, (эцидии), Uredo (уредоспороношение) и, наконец, Puccinia, Phragmidium и т. п. (телейтоспороношения), но все они толковались как совершенно самостоятельные грибы. Еще Корда описывал развитие ржавчины на злаках таким образом, что сначала на злаке развивается паразитный гриб Uredo linearis (уредоспороношения), а затем как вторичный паразит на первом вырастает Puccinia graminis (телейтоспороношения). Тюлян установил связь между Aecidiolum и Aecidium, а также между Uredo и Puccinia или другим соответственным телейтоспороношением. Однако связь между этими двумя парами спороношений осталась им не раскрытой, и ржавчинные грибы толковались как состоящие из двух независимых групп: Aecidinei (Aecidiolum + Aecidium) и Uredinei (Uredo + соответствующее телейтоспороношение). Подобным же образом у спорыньи Тюлян установил целых три следующих друг за другом состояния, которые раньше считались самостоятельными: 1) Sphacelia (конидиальная стадия), 2) Sclerotium (он считался раньше простым изменением зерна злака, но Тюлян показал образование его из плотного сплетения мицелия), 3) Cordyceps purpurea (головчатые стромы с перитециями, вырастающие из склероция. Тюлян переименовал это состояние в Claviceps purpurea как общее название для всего указанного цикла гриба).

Во всех исследованиях братьев Тюлян нужно отметить большую точность в наблюдении мельчайших деталей и обилие превосходно выполненных иллюстраций, так что и до сих пор, когда нужно найти особенно хорошие иллюстрации, их часто приходится искать у названных авторов.

Вообще, братья Тюлян хорошо умели и, повидимому, любили рисовать, как это было распространено у многих выдающихся натуралистов того времени (например, Тюре по альгологии). Это свойство увлекало их иногда на «пейзажный» характер иллюстрации, когда в перспективе на одном рисунке изображались разные стадии развития того или другого гриба (рис. 324). Конечно, такие рисунки представляют не картину, непосредственно виденную под микроскопом, а более или менее вольную комбинацию с разных препаратов. За всем этим отдельные детали передаются у Тюлянов с изумительной тщательностью и точностью.

Нужно указать также на методы исследований братьев Тюлян. Они еще не знали культуры изучаемых организмов и пользовались главным образом тщательным анатомическим изучением материала, взятого из природы. Нахождение различных спороношений на одном мицелии служило в этом случае доказательством их генетической связи. Также и прорастание спор они изучали в капле воды на предметном стекле без особых предосторожностей от посторонних загрязнений. Эти методы в руках осторожных и критических наблюдателей, какими были братья Тюлян, дали превосходные в общем результаты, однако несли в себе опасность спутать изучаемый организм с каким-нибудь сторонним, к нему не относящимся. Такой ошибки не избежали и сами братья Тюлян. Так, они отнесли к циклу развития Erysiphe, кроме конидий (Oidium) и клейстокарпиев, еще пикнидиальное спороношение. Лишь позднее в 1869 г. исследованиями де Бари было выяснено, что это спороношение принадлежит особому грибу Cicinnobolus Cesatii, паразитирующему на мучнеросных. У Тюлян ошибок такого рода немного, но у менее критических наблюдателей, принявших

от них учение о плеоморфизме и вместе с тем их методы, эти последние приводили к более крупным ошибкам и представлениям о почти безграничной изменчивости грибов в течение индивидуального развития. Как пример, здесь можно указать утверждение Байля (Bail [1]), что дрожжи, поглощенные мухой, превращаются в ее теле в Empusa muscae, дальше в Mucor, в воде же все это превращается в Achlya; или работу Сорокина [2] (1870), где в цикл развития Erysiphe вводится несколько самостоятельных грибов, в том числе из обыкновенных плесеней (рис. 325). Конечно, такого рода ошибки есть только резуль-



Рис. 324. Рисунок Тюляна (1863 г.): Pyronema confluens.

тат недостаточно критического отношения авторов к наблюдаемым ими явлениям и не могут поколебать тюляновского учения о плеоморфизме, которое и сейчас является одной из основ микологии.

Антон де Бари (1831—1888) имеет исключительно большое значение в развитии микологии, поэтому на его работах нужно остановиться несколько подробнее.

---

[1] Bail Th., Über die Entstehung der Hefe. Journ. f. pract. Chemie, 1867.

[2] Сорокин Н. А., Органы размножения Erysiphe. Тр. Харьковск. общ. исп. пр., 1870.

По первоначальному образованию де Бари — доктор медицины Берлинского университета, но уже во время студенчества сосредоточился на ботанике и особенно микологии. Был последовательно профессором ботаники в университетах в Фрейбурге, Галле и Страсбурге. Из большого числа микологических работ де Бари мы остановимся только на некоторых важнейших.

Одна из первых работ — о головневых грибах, выполненная еще студентом медицины и изданная отдельной книгой в 1853 г. [1]. В ней изучено большое число грибов, не только из головневых, но также и из других, тогда еще не ясно отграниченных от них групп (пероноспоровых, ржавчинных, Protomyces). Центральный пункт этой работы заключается в установлении происхождения головневых спор из мицелия. Это было собственно первым доказательством грибной природы головни, а также и других аналогичных паразитов, что и нашло выражение в первой четкой формулировке де Бари: «паразитные грибы не следствие, а причина болезни растения». Чтобы оценить это положение, нужно вспомнить, что незадолго перед этим Тюлян описывал происхождение головневых спор «из слизи», а несколько раньше Унгер — из гниющих растительных соков [2]. В указанной работе развертывается также дальнейшая программа микологических исследований, характерная для будущих работ де Бари. Он выдвигает первостепенное значение онтогенеза и указывает на необходимость при изучении паразитов также опытов искусственной инфекции. Тут же автор критически разбирает вопрос об особых мелких, не прорастающих спорах, которые Тюлян назвал спермациями, приписывая им значение мужских половых элементов. Де Бари готов допустить такое значение их, но для доказательства требует нахождения женских органов, которые бы они оплодотворяли [3]. Тем не менее, он делает попытку построить систематику на спермациях, деля грибы

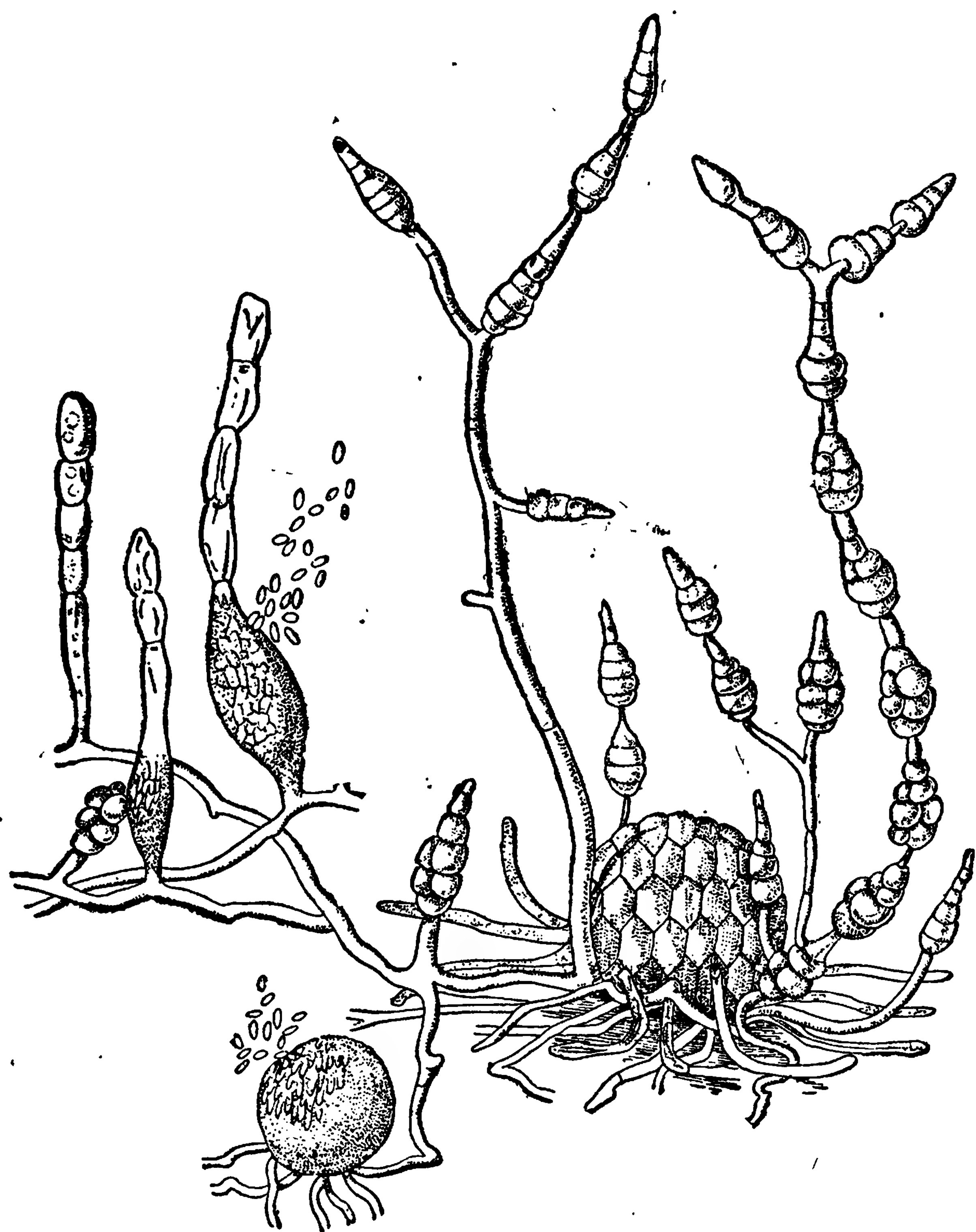


Рис. 325. Рисунок Сорокина (1870 г.): Erysiphe, и с ней связаны как стадии ее развития: Alternaria (цепочки многоклетных конидий), Cicinnobolus (во вздутых конидиях Erysiphe) и еще какая-то пикнида (снизу рисунка).

[1] De Bary A., Untersuchungen über die Brandpilze, Berlin, 1853.

[2] Значительно раньше Prevost (1807 г.) был близок к пониманию грибного происхождения головневых спор. Однако эти его представления не были достаточно ясно сформулированы и не получили дальнейшего развития. Лишь после исследования де Бари смогли оценить по достоинству и указанные старые наблюдения Prevost.

[3] В еще более общей и вместе с тем четкой форме эта мысль, характерная для всей дальнейшей научной работы де Бари, выражена в его диссертации на степень доктора медицины, написанной на латинском языке: «Vitiperandum videatur de organorum functionibus loqui neque eos ullo modo exploravisse, neque inter facta et hypoteses distinguere» (Кажется достойным порицания рассуждать о функциях органов и при этом их не исследовать каким-либо способом и не проводить различия между фактами и гипотезами). Эта диссертация по существу ботаническая: о половом процессе у растений.

на две большие группы: 1) Со спермациями — Lichenes, куда входят собственно лишайники, аскомицеты и тюляновские Aecidinei из ржавчинных (см. стр. 426). 2) Без спермациев — Fungi, куда входят базидиомицеты, головневые, фикомицеты и тюляновские Uredinei из ржавчинных. Попытка, конечно, и по своему времени достаточно наивная. В этом сказалась, повидимому, молодость автора, которому было только 22 года. Это вскоре отметил Тюлян, во всем остальном очень высоко оценивший работу начинающего ученого.

Затем следует несколько работ более узкого характера о сапролегниевых и пероноспоровых. Однако и в них содержатся крупные по тому времени открытия. Среди этих работ специально следует отметить исследование о болезни картофеля [1]. Она была вызвана, в первую очередь, хозяйственным значением этой болезни, сравнительно незадолго до того появившейся в Европе, но принесшей уже большие опустошения. Попытка разобраться в причинах этого явления встречала большие трудности, хотя еще в 1842 г. Марциус высказал мысль, что загнивание ботвы и клубней картофеля вызывается микроскопи-

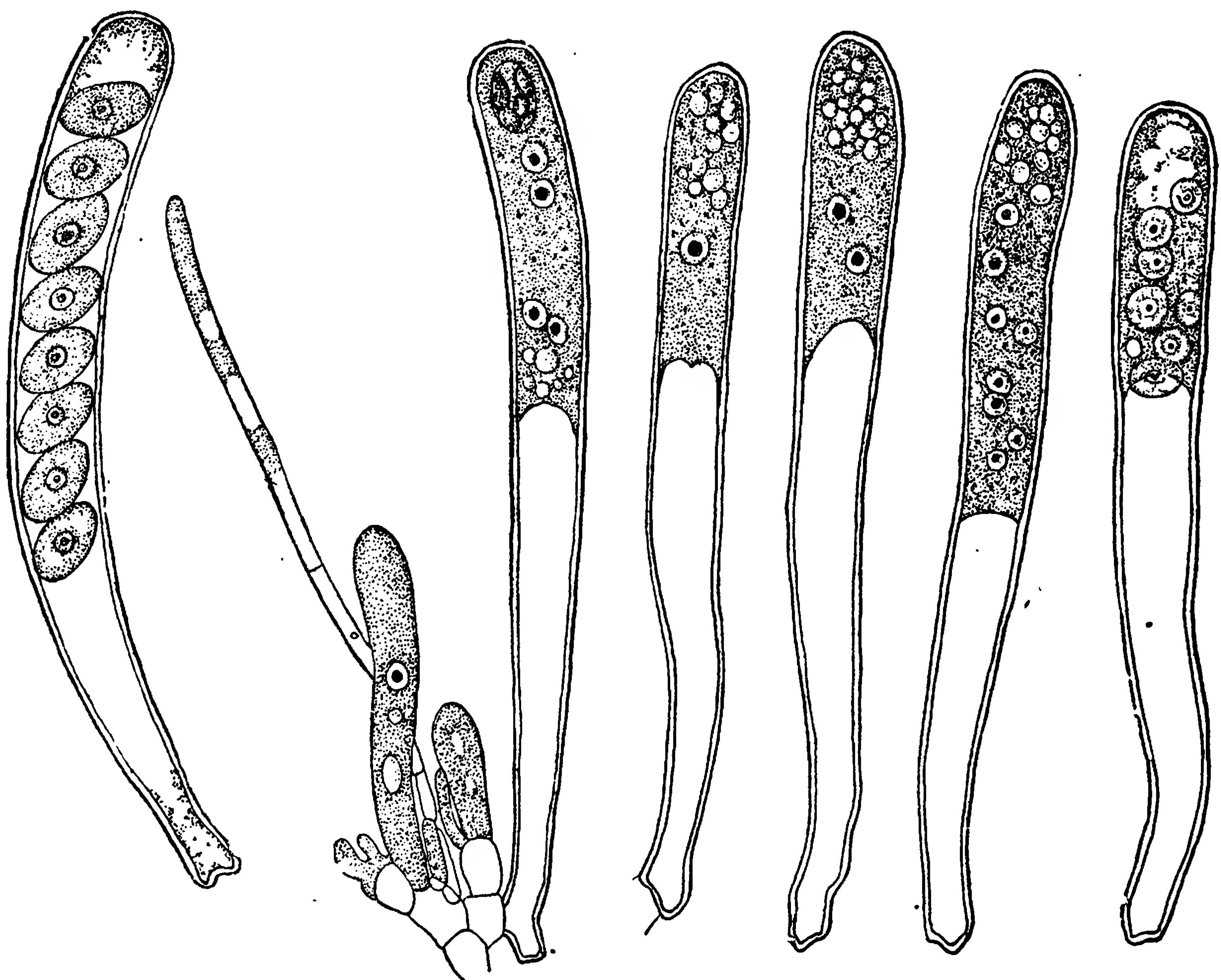


Рис. 326. Рисунок де Бари (1866 г.): развитие сумки у Pyronema.

ческими грибками, разлагающими ткани растения. Причины трудностей лежали главным образом в том, что учения о паразитных грибах тогда вообще еще не было.

В указанной работе де Бари дал по существу первое научное фитопатологическое исследование, которое и до сих пор остается непревзойденным образцом для исследований такого рода и лежит в основе наших современных знаний об этой важнейшей болезни картофеля.

Установив возбудителя и дав ему первоначально название Peronospora infestans (впоследствии им же переименованное в Phytophtora infestans), де Бари подробно изучил его биологию, строение и развитие, в том числе прорастание конидий зооспорами, развитие из них мицелия и внедрение его в лист картофеля, что происходит или через устьица, или путем прободения кожицы. Это был первый случай непосредственного установления инфекции растения паразитным грибом. Де Бари указал также на быструю потерю всхожести конидиями и высказал предположение, что Phytophthora infestans сохраняется в

[1] De Bary A., Die gegenwertig herrschende Kartoffelkrankheit. Leipzig, 1861.

течение зимы при нашем климате в виде мицелия в зараженных клубнях. Такое представление, как известно, господствовало до новейшего времени.

Исследование де Бари, впервые с несомненностью установившее инфекционную природу заболевания растения, притом заболевания широко известного и важного, обратило на себя внимание и имело большое значение для дальнейшего развития как микологии, так и фитопатологии.

Следующая крупная работа де Бари, опубликованная на французском языке, представляет совершенно исключительный интерес и нуждается в более подробном рассмотрении [1]. Предмет ее—также паразитные грибы из пероноспоровых и ржавчинных, но здесь уже полностью развернуты характерные для де Бари методы (истории развития, экспериментального заражения и культуры паразита на питающем растении), которые он прокламировал еще в юношеской работе 1853 г. (см. стр. 428). Полностью развернут здесь и талант созревшего исследователя. В соответствии с этим стоят и полученные результаты.

Из пероноспоровых первым изученным представителем был Cystopus candidus, на котором, впервые вообще для грибов, был с полной ясностью и в условиях эксперимента прослежен весь цикл развития: образование конидий, прорастание их зооспорами, развитие из зооспор мицелия и его внедрение в опытное растение, развитие в нем межклетного мицелия с гаусториями, образование на мицелии новых конидий и половых органов, оплодотворение, прорастание ооспор зооспорами и новое заражение ими опытного растения. Опытами были выяснены также условия заражения: значение температуры и возраста опытного растения. Оказалось, что заражение возможно лишь в молодом возрасте, когда зооспоры попадают на семядоли. Внедряющийся в них мицелий распространяется затем оттуда во вновь образующиеся органы растения и позднее образует на них свои спороношения. Таким образом, все, что мы знаем сейчас о Cystopus candidus, за исключением цитологических деталей, установлено уже этой работой де Бари в 1863 г. А нужно сказать, что этот вид и сейчас считается одним из наилучше изученных паразитных грибов.

Аналогичным образом был изучен также ряд других пероноспоровых. При этом у разных представителей были выяснены различия не только в строении, но и в прорастании конидий (зооспорами, плазменной массой, мицелием), образовании местного или зимующего диффузного мицелия, специализации, условиях заражения, способе проникания мицелия и способности его заражать те или другие органы растения. Такие детально установленные различия имели большое значение для того времени, когда были склонны обобщать по одному изученному представителю. В заключение этого раздела работы дается монографический обзор всех видов пероноспоровых — первый обзор такого рода в микологии. В общем результаты изучения пероноспоровых в целом оказались почти столь же исчерпывающими, как и у Cystopus.

Не менее важные результаты дало изучение ржавчинных. Как было указано выше, еще Тюлян установил здесь плеоморфизм, но ему не удалось связать две свои группы: Aecidinei и Uredinei. При его методе анатомического анализа этого и нельзя было сделать, так как мы знаем сейчас, что эцидиальные и уредо-телейтоспороношения образуются на разных мицелиях (гаплоидном и диплоидном). Это удалось де Бари благодаря его методу заражения растений в условиях эксперимента, впервые на примере Uromyces appendiculatus (U. fabae), а затем двух других видов. Он так же, как и Тюлян, проращивал споры, но на опытном растении, и мог вполне точно установить, что из эцидиоспор в нем развивается межклетный мицелий с гаусториями, дающий уредо- и затем телейтоспоры. Уредоспоры в свою очередь прорастают в такой же новый мицелий с такими же спороношениями; что же касается телейтоспор, то они, прорастая в промицелий, образуют споридии, а эти последние снова дают мицелий, развивающий спермации и эцидии. Подмечена была даже такая интересная подробность, как разный способ проникания мицелия разного происхождения:

---

[1] De Bary, Recherches sur le développement de quelques champignons parasites. Ann. Sci. nat., 1863.

гифы, образующиеся из споридий, проходят внутрь листа, прободая его кожицу, а те, которые вырастают из эцидо-и уредоспор, проникают через устьица (в настоящее время мы знаем, что такая разница очень типична для гаплоидных и диплоидных гиф огромного большинства ржавчинных грибов).

Таким образом был прослежен цикл развития полного однохозяйственного ржавчинного гриба (Auto-Eu- по современной терминологии). Было доказано, что тюляновские Aecidinei и Uredinei есть только стадии развития одного гриба. Установлено, что плеоморфизм ржавчинников доходит до пяти закономерно следующих друг за другом спороношений: спермогонии, эцидии, уредо-телейто-, промицелий со споридиями. Все споры были проращены, кроме спермациев, которых прорастить не удалось, и которые де Бари был склонен, хотя и с оговорками, рассматривать как мужские половые элементы (теперь по Craigie им приписывают несколько иное значение, но также связанное с половой функцией).

Кроме типичных полных форм, в разбираемой работе де Бари изучает также неполную, Puccinia dianthi (lepto-) и Endophyllum, рассматривая (как это принято и сейчас) своеобразный цикл развития их как результат упрощения.

Из изложенного видно, на каком высоком уровне стоит разобранная работа де Бари 1863 г. Даже и для современной микологии она была бы первоклассным исследованием и дала бы автору громкое имя, а на уровне первых еще робких шагов ее нового направления она казалась чем-то совершенно исключительным. Недаром такие ученые, как Тюлян, писали де Бари восторженные письма, и даже Унгер, учение которого о сыпях растений совершенно разрушалось этой работой, приветствовал ее, как «делающую эпоху» (Epochemachende).

Эта работа была представлена на соискание премии, объявленной Парижской академией по вопросу о самопроизвольном зарождении. Де Бари получил только часть этой премии и почетный отзыв, другая (бо́льшая) часть была присуждена Л. Пастеру за его знаменитые исследования о содержании зародышей микробов в воздухе. Тюлян, как бы извиняясь за это, писа́л де Бари от своего имени и от имени некоторых других парижских академиков, что работа его не совсем соответствовала поставленному вопросу, почему большинство и склонилось в сторону Пастера. Пожалуй, это и так. Исследования Л. Пастера прямо и исчерпывающе отвечали именно на волновавший вопрос о самопроизвольном зарождении бактерий. Однако необходимо признать, что и исследования де Бари не менее исчерпывающе и окончательно решили тот же вопрос в области паразитных грибов. При этом нужно еще указать, что де Бари не имел здесь таких предшественников, какими для исследований Пастера были Спаланцани, Шванн и др.

В 1865 г. появилось новое «делающее эпоху» исследование де Бари. В нем он впервые проследил полный цикл Puccinia graminis и установил явление разнохозяйственности [1].

Третьим крупным исследованием в этой же области была работа об Aecidium abietinum [2]. Здесь де Бари установил, что этот гриб, развивающийся в эцидиальной стадии на ели, дает в Альпах уредо- и телейтоспоры на рододендроне (Chrysomyxa rhododendri), а в северогерманской низменности, где нет рододендрона, эцидиоспоры переходят с ели на багульник (Chrysomyxa ledi). Де Бари объясняет происхождение этих двух видов с эволюционной точки зрения таким образом, что в ледниковый период, когда Rhododendron и Ledum росли вместе на низменности, был один вид ржавчины, переходивший с ели на оба эти родственные растения, и только в постглациальный период из него выработались два особых вида, близких морфологически; их можно назвать биологическими или сестринскими видами. Он обращает также внимание на нахождение на ели Chrysomyxa abietis, имеющей только телейтоспоры (lepto-), толкуя этот вид как редуцированную форму, произошедшую из указанной выше полной. Такое нахождение на эцидиальном хозяине разнохозяйственной формы другой,

---

[1] De Bary, Neue Untersuchung über Uredineen, inbesondere die Entwicklung der Pucc. Graminis. Monatsber. Preuss. Arad., 1865.

[2] De Bary, Aecidium abietinum, Bot. Ztg., 1879.

редуцированной с телейтоспорами, сходного с первой строения, является очень важным моментом в изучении эволюции ржавчинных грибов и послужило основанием для выработки правила Фишера и предсказаний Траншеля относительно нахождения эцидиальных хозяев некоторых разнохозяйственных форм (см. стр. 381—382). Наконец, с этой же эволюционной точки зрения разбирает де Бари особенности Chrysomyxa rhododendri высоко в горах, где ели уже нет. Однако на рододендроне этот гриб остается, но образует мало телейтоспор (ненужных в этих условиях из-за отсутствия ели); уредоспоры же в этих случаях образуются в массе и вырабатывают способность к зимовке. Эти наблюдения и соображения де Бари послужили основой современных исследований о влиянии климата на образование различных спороношений у ржавчинников (Iwanoff, Morgenthaler, Gassner и др.).

Из изложенного видно, что такая сложнейшая группа паразитных грибов, как ржавчинные, была уже настолько полно и всесторонне освещена исследованиями де Бари, что многочисленным позднейшим урединологам можно было прямо итти по проложенным им путям, накопляя новые факты в том же направлении (история развития, одно- и разнохозяйственность, эволюция, биологические формы; влияние среды на ход развития).

Нужно отметить также, что в своих исследованиях по паразитным грибам, особенно более позднего периода, де Бари не ограничивается изучением паразита, но разбирает и такие чисто фитопатологические вопросы, как картины заболевания, и приходит к выводу, что эти картины («раковые» опухоли, искривления, ведьмины метлы и пр.) представляют не случайные, а вполне закономерные явления.

Особый интерес представляет в этом отношении работа о склеротиниях [1]. В ней автор сообщает, что гриб развивается сначала в поврежденной и мертвой ткани и, только окрепши при сапрофитном питании, начинает внедряться в живую ткань, убивая ее при этом быстрее, чем проникают гифы, так что последние фактически растут все время среди мертвых клеток. Изучая сок таких отмирающих тканей, де Бари обнаружил, что он и без гриба вызывает такое же отмирание. Присутствующая в этом соке щавелевая кислота, как показали его опыты, сама по себе не вызывает отмирания, но она необходима для активации ядовитого вещества, которое не только убивает клетки, но и часто вызывает мацерацию и растворение оболочек, т. е. содержит, повидимому, среди других и вещества типа энзимов. Разбираются в этой работе также явления стойкости или предрасположения к данному заболеванию и другие общие фитопатологические вопросы. Как мы видим, де Бари подходит к явлению заболевания растения уже как физиолог в современном понимании. Это была его последняя работа, выпущенная при жизни. Можно думать, что, живи он дольше, он еще много дал бы нового в этом направлении. Во всяком случае современная экспериментальная фитопатология имеет своим началом эти исследования де Бари.

Большое значение имеют также другие исследования де Бари по аскомицетам. Здесь центральным пунктом его работ являются ранние стадии заложения плодового тела, где он открывает половые органы, называя их аскогоном (женский орган) и полинодием (мужской орган). Такие органы найдены им сначала у Erysiphaceae [2], но слияние их он не наблюдал и только предполагает наличие здесь оплодотворения. Позднее половые органы описаны им у Eurotium [3] в виде спирального аскогона и прямого полинодия, и здесь уже де Бари описывает слияние их. Повидимому, это было ошибочное наблюдение; сейчас Eurotium считается апогамным, подобно тому как сам де Бари указывает на апогамию у некоторых других аскомицетов (ему принадлежит и разработка самого понятия апогамии).

В той же работе сообщаются наблюдения де Бари над Pyronema. Здесь он

---

[1] De Bary, Über einige Sclerotinien und Sclerotiniakrankheiten. Bot. Ztg, 1886.

[2] De Bary, Ueber die Fruchtentwicklung der Ascomyceten, Leipzig, 1863.

[3] De Bary u. M. Woronin, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze, Dritte Reihe: Eurotium, Erysiphe, nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane der Ascomyceten, 1870.

не исследовал до конца обнаруженные им половые органы, что годом позднее сделал Тюлян и установил их слияние. Основное внимание де-Бари было обращено на развитие сумки Pyronema, где он еще в 1866 г. с полной ясностью установил последовательные стадии 1-ядерной, 2-, 4- и 8-ядерной сумки и затем формирование около 8 получившихся ядер восьми аскоспор [1] (рис. 326). Приходится просто удивляться, как много он мог обнаружить, не зная покрасок и вообще цитологической методики (тогда вообще не существовавшей).

Общий вывод де-Бари из этих работ по аскомицетам сводится к признанию половой природы плодового тела, развивающегося или в результате действительного оплодотворения, или апогамно. В том и другом случае сумки могут рассматриваться как половой по своему существу продукт. Эти положения де-Бари, вполне приемлемые и для настоящего времени, послужили толчком для ряда работ его учеников и последователей, окончательно разъяснивших дело уже в XX столетии, благодаря применению цитологического метода.

Де-Бари опубликовал также несколько работ по высшим базидиальным, хитридиевым и мукоровым грибам; они имеют более узкое значение. Между прочим, в работе 1866 г. о мукоровых [2] он допустил ошибку, включив в цикл развития Mucor mucedo также некоторых других мукоровых (Thamnidium и Chaetocladium). Ошибка эта объясняется тем, что хотя он и выращивал сапрофитные грибы в лаборатории, но еще не знал чистой культуры (в 1866 г. вообще неизвестной), а при этих условиях загрязнение Mucor другими, совместно с ним встречающимися мукоровыми, довольно понятно. Поэтому вряд ли прав Брефельд, резко укорявший впоследствии де Бари за эту ошибку и обвинявший его в том, что он не владеет культурой грибов. В 1866 г. и сам Брефельд не знал лучшей культуры и лишь позднее усовершенствовал ее. Правда, де-Бари и впоследствии несколько недооценивал эти технические усовершенствования культур, введенные Брефельдом (см. стр. 437). Он придавал главное значение методу исследования, заключающемуся в том, чтобы шаг за шагом проследить все изменения организма в течение его цикла развития от исходной споры до образования такой же новой. Этот метод был введен де-Бари, им пользовался также и Брефельд.

Из специальных работ де-Бари нужно рассмотреть еще те, которые касаются миксомицетов, хотя последние с современной точки зрения, берущей начало опять от де-Бари, лежат вне круга собственно микологии. Однако раньше их относили к грибам, в частности к гастеромицетам, как это сделано, например, у Э. Фриза. Даже позднее, когда получил уже права гражданства метод истории развития, миксомицеты толковались как грибы. В частности, Шахт описывал, как из их спор вырастают нити и формируется мицелий. То же стоит и в первом руководстве по микологии Бонордена, которое вышло в 1851 г. и которое несомненно штудировал де-Бари [3].

В двух специальных работах, посвященных миксомицетам [4], де-Бари разъяснил их истинную природу. Он описал прорастание их спор не нитями, а зооспорами, превращение последних в амебы и высказал предположение, что последние сливаются друг с другом, образуя плазмодий (это слияние было доказано в 1863 г. Ценковским). Де-Бари также изучил строение плазмодия на срезах через затвердевший в спирту материал и пришел к заключению, что он тождественен с саркодой (т. е. протоплазмой) животных. На основании всех этих данных де-Бари причисляет миксомицеты к животным под именем Mycetozoa. Однако по укоренившейся традиции и позднее в своем руководстве по микологии он уделяет некоторое внимание миксомицетам, сообщая среди других ценные данные о развитии спорангиев и эталиев.

---

[1] De Bary, Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten, 1866.

[2] De Bary u. Woronin, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze 2-te Reihe, Zur Kenntniss der Mucorineen, 1866.

[3] Bonorden, Handbuch der allgemeinen Mycologie, Stuttgart, 1851.

[4] De Bary, Ueber die Myxomyceten. Bot. Ztg., 1858.

De Bary, Die Mycetozoen, Zschr. Wiss. Zoologie, 1858; второе расширенное издание под тем же заглавием издано отдельной книгой, Leipzig, 1864.

В результате изучения представителей всех групп грибов, произведенного де-Бари в его многочисленных специальных исследованиях, не могло не сложиться известного представления о взаимоотношениях групп, т. е. о системе грибов. Впрочем, у де-Бари, который в основном был морфологом, а не систематиком, его система осталась сравнительно мало разработанной в подробностях. Она скорее представляет необходимый вывод морфологических исследований, чем самоцель. Однако и при всем этом она очень интересна.

Несколько схематизируя, ее можно представить следующим образом. Из зеленых оогамных водорослей вроде современной вошерии произошли пероноспоровые и примыкающие к ним сапролегниевые и мукоровые. Все эти группы (особенно две первые) сохранили еще многие черты предков, и де-Бари назвал их поэтому фикомицетами (грибами-водорослями). Из фикомицетов, специально пероноспоровых, как прямой прогрессивный ряд развились аскомицеты: от Erysiphaceae до Pyrenomycetes и Discomycetes. Этот ряд Peronosporaceae — Ascomycetes де-Бари считает основным эволюционным рядом грибов, называя его аскомицетным рядом (Ascomycetenreihe). В качестве боковой ветви от пиреномицетов отходят ржавчинные, напоминающие своими эцидиями перитеции. Неполные, лишенные эцидиев ржавчинные рассматриваются как редуцирован-

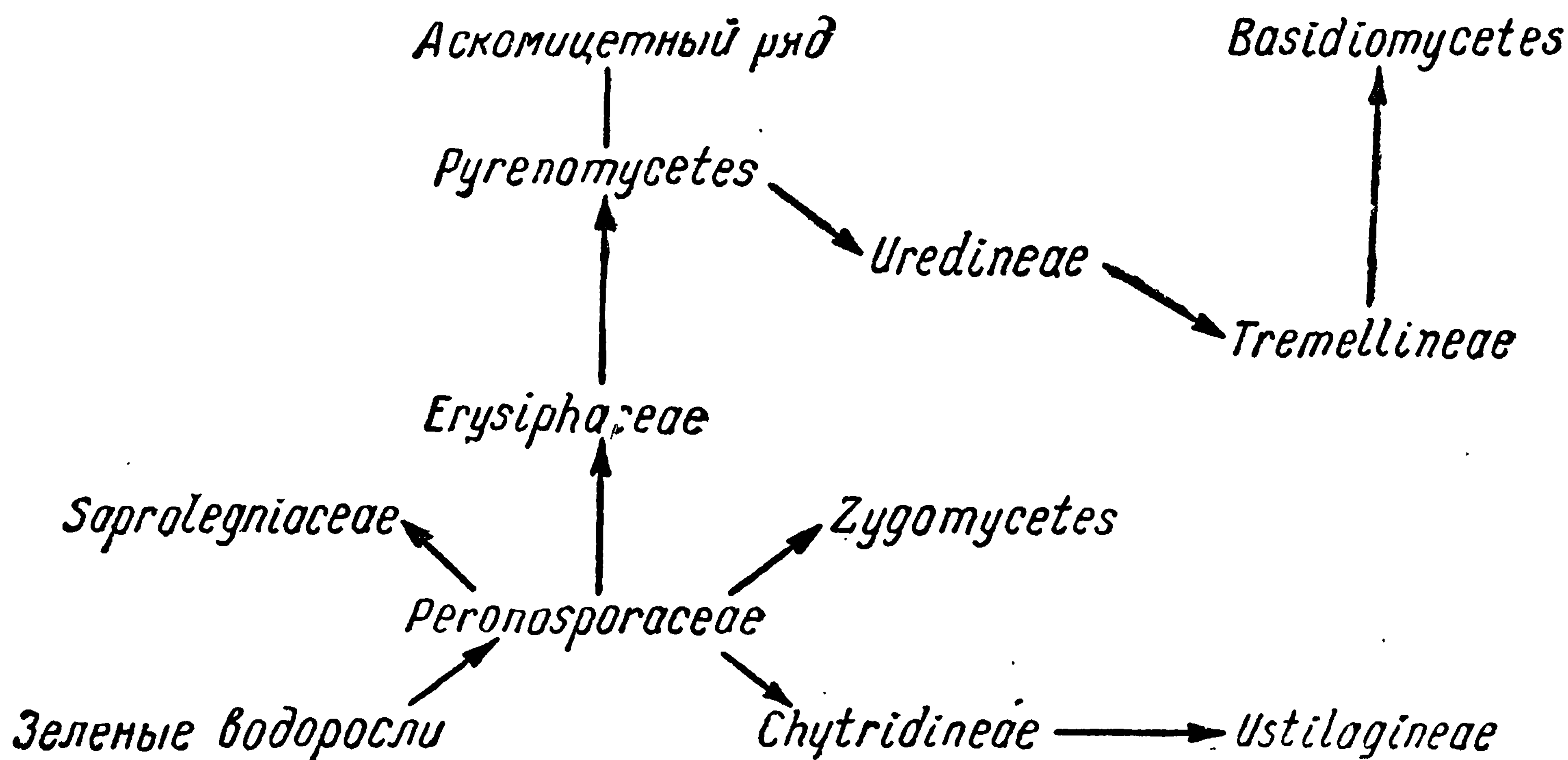


Схема системы грибов де-Бари.

ные, и от них берут начало дрожалковые (и аврикуляриевые), сходные по своим разделенным базидиям с промицелием ржавчинных. От дрожалковых уже как прогрессивный ряд берут свое начало гимено- и гастеромицеты. С другой стороны, от фикомицетов как редуцированный ряд происходят хитридиевые, а из них головневые.

Указанные соотношения могут быть иллюстрированы представленной схемой. В отдельных подробностях эта система может сейчас, конечно, встретить возражения, например, отрыв головневых от других базидиомицетов, вывод всей остальной базидиальной ветви из таких высоко стоящих сумчатых, как пиреномицеты и т. п. Однако в основной своей части — выведения из фикомицетов сумчатых грибов как основного эволюционного ствола и представления базидиальных в качестве боковой ветви, она в общем соответствует и современным представлениям. Во всяком случае это была первая филогенетическая система грибов, и она послужила базой для многочисленных дальнейших морфолого-систематических работ, стремившихся ее уточнить и усовершенствовать. Особенно возросло такое значение ее в связи с полемикой Брефельда, предложившего другую, сильно отличающуюся систему грибов (см. стр. 438).

Теперь из литературного наследства де-Бари остается рассмотреть два издания его руководства по микологии. Они значительно отличаются от обычных руководств тем, что представляют не только сводку литературы, но содержат

также много нового личного исследовательского материала автора. Эти руководства отражают новое преимущественно онтогенетическое направление микологии[1]. В первом издании 1866 г. представлены по существу только первые шаги этого направления и содержание его еще не очень обильно. Второе издание 1884 г., вышедшее после 30-летней исследовательской работы самого де-Бари и его многочисленных учеников, поражает обилием материала и широкими выводами и перспективами. Поэтому эта книга де-Бари безусловно может считаться классической. На ней воспитывались затем многие поколения микологов. Она и до сих пор сохранила свое актуальное значение.

Выше была рассмотрена деятельность де-Бари, поскольку она отразилась в его личном литературном наследии. Пожалуй, не меньшее значение имела также его деятельность как учителя. За время своей недолгой жизни он воспитал очень большую школу учеников.

Можно перечислить некоторых из них: из Германии и других стран немецкого языка: Магнус, Сольмс-Лаубах, Краус, Брефельд, Янчевский, Шталь, Гебель, Э. Фишер, А. Фишер, А. Мейер, фон-Генель, Реес, Розен, Ольтманнс, Карстен; Иост, Тавель, Клебс; из Англии: Бальфур, Боуер, Фр. Дарвин, Маршаль Уорд, Уоккер; из Франции: Милларде, Файо; из Голландии: Бейеринк, Эррера; из Италии: Бриози, Маттироло, Пиротта; из России: Воронин, Фаминцын, Вальц, Фишер фон-Вальдгейм, Баранецкий, Беляев, Каменский, Роттерт, Шмальгаузен, Варлих, Виноградский. Полный список насчитывает 95 имен, притом только тех, которые прошли у де-Бари более или менее длительную школу, и не считая тех, которые не надолго приезжали к нему из разных стран с теми или другими интересовавшими их вопросами.

Не менее половины учеников де-Бари всецело или хотя бы отчасти работали и потом в области микологии (или альгологии), продолжая направление учителя. Здесь, конечно, нет возможности разобрать все, что они сделали и придется остановиться только на некоторых примерах.

Одним из первых и наиболее близких учеников де-Бари был М. С. Воронин. Они и впоследствии много работали вместе и даже издавали совместно сборники под заглавием Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze, куда входили отдельные работы того и другого автора. Таких сборников за период 1866—1881 гг. вышло 4 больших тома. Воронин много работал по истории развития аскомицетов и между прочим установил, что у представителей, далеко зашедших в своей апогамии, их женский половой орган может быть представлен многоклетным образованием в виде более или менее загнутой толстой гифы (названной впоследствии воронинской гифой); из нее затем вырастает то, что мы сейчас называем аскогенными гифами, а на них развиваются сумки. Особенно большую ценность представляют его исследования склеротиний, притом не только их истории развития, но и биологии; например, связи разных спороношений с разными органами питающего растения и даже с разными растениями (разнохозяйственность у Scl. heteroica, иначе Scl. ledi.). Некоторые из этих работ имеют большое значение для фитопатологии (о Scl. cinerea и Scl. fructigena[2]), которой Воронин интересовался наравне с микологией. В связи с этим он изучал и ржавчинные грибы, а также произвел свое замечательное исследование организма, вызывающего заболевание, известное под названием капустной килы, которое и до сих пор лежит в основе наших знаний об этой очень важной болезни и ее возбудителе (Plasmodiophora brassicae)[3]. Наконец, не останавли-

---

[1] De Bary, Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten, Leipzig, 1866.

De Bary, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterien. Leipzig, 1884.

[2] Woronin, Über d. Sclerotinia Krankheit der Vaccinienbeeren. Mém. Acad. St.-Petersburg, 36, 1888; О паразитных грибах Monilia cinerea и M. fructigena. Предварительное сообщение, протоколы СПБ общ. естеств., 1898, и более подробно на немецком языке в Mém. Acad. St.-Petersburg, 1900, — Woronin u. Nawaschin, Sclerotinia heteroica, Zschr. Pflanzenkrankh., 6, 1896.

[3] Воронин, Организм, причиняющий болезнь, известную под названием килы, Труды СПБ Общества Естествоиспытателей, 1877; более подробно: Plasmodiophora brassicae. Jahrb. w. B. 1878.

ваясь на других многочисленных работах Воронина более частного значения, следует указать еще на последние его исследования о Monoblepharis [1]. Они имеют большое теоретическое значение, так как этот фикомицет, с его оогамным оплодотворением при посредстве подвижных сперматозоидов, показывает, пожалуй, наибольшую близость с зелеными водорослями, от которых, по взглядам де-Бари, берут свое начало грибы.

Из других русских учеников де-Бари Фаминцын много занимался миксомицетами (отчасти совместно с Ворониным) и особенно разработкой вопросов симбиоза. Здесь ему совместно с Баранецким принадлежит установление того факта, что гонидии лишайников образуют зооспоры, как типичные водоросли, а это дало важнейшее обоснование учению о комплексной природе лишайников, выдвинутому Швенденером. Впоследствии Фаминцын, разрабатывая дальше учение о симбиозе, развил широкую теорию о роли этого явления в эволюции и других организмов [2] (в более новое время это учение о симбиогенезе возрождается у нас Мережковским и Козополянским).

Каменский известен главным образом работами по микоризе, открытие которой чаще приписывают немецкому ботанику Франку (1885). Однако Каменский значительно раньше (1879 г.) опубликовал на польском языке работу, где описывал постоянное соединение корней бесхлорофилльной Monotropa с грибом и высказывал мысль о том, что корни питаются на счет гриба. Микоризу древесных растений действительно первый описал Франк, а вскоре затем и Каменский дал новое исследование в той же области [3].

Фишер фон-Вальдгейм работал главным образом по головневым грибам. Представляет большую ценность его русская докторская диссертация 1867 г. [4]. Она была выполнена в основном под руководством де-Бари и содержит много интересных данных по прорастанию спор и вообще онтогенезу головневых, а также по их биологии.

Конечно, в Германии и вообще в странах немецкого языка де-Бари имел еще больше учеников, чем из России. Из них мы также остановимся только на немногих.

Э. Фишер работал главным образом по трюфелевым, гастеромицетам и ржавчинным грибам. У трюфелевых он изучал историю развития плодового тела и установил, что оно залагается в виде открытого образования с поверхностно расположенным гимением, а замыкается лишь при дальнейшем развитии. Этим была показана филогенетическая связь трюфелей с дискомицетами, а не с покрытоплодными аскомицетами, как думали раньше на основании сходства развитых плодовых тел [5]. Большую ценность представляет также аналогичное изучение развития плодовых тел гастеромицетов, давшее автору основу для разработки новой систематики этой группы. Наиболее существенная черта ее заключается в установлении двух самостоятельных филогенетических рядов, определяемых как два порядка: Plectobasidiales и собственно Gasteromyceta-

---

[1] Woronin, Beitrag z. Kenntniss d. Monoblepharideen. Mem. Acad. St.-Petersb., 1904.

[2] Faminzin, Beitrag z. Kenntniss der Myxomyceten. Bot. Ztg., 1873.

Faminzin und Woronin, Ceratium hydnoides und Polysticta reticulata. Bot. Ztg., 1872.

Фаминцын и Баранецкий, К истории развития гонидий и образования зооспор у лишайников. Изд. СПБ. Акад. наук, 7, 1867; то же по-французски в Ann. Sci., nat., 5 ser., v. 17, 1867.

Faminzin, Die Symbiose als Mittel der Synthese der Organismen. Biol. Cbl., 27, 1907.

[3] Каменский, Narzedzia odzywcze korzeniowwi (Monotropa hypopitys). Pam. Akd. Krakow, 1879; О симбиотическом соединении грибов с корнями высших растений. Тр. СПБ. общ. естествоисп., 1886.

Frank, Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume, Ber. d. bot. Ges., 1885 и след. работы в том же журнале (до 1888 г.).

[4] Фишер фон-Вальдгейм, Биология и история развития головневых, Москва, 1867.

[5] Ed. Fischer, Ü. Parallelismus der Tuberaceen und Gasteromyceten. Ber. d. bot. Ges., 1896; — Tuberineae, Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I, I, 1897; — Morphologie der Hypogeen. Bot. Ztg. 1908.

les[1]. По ржавчинным грибам Фишер работал и в области их систематики, и в области биологии. Здесь ему принадлежит, между прочим, важное обобщение, известное под названием «правила Фишера» (см. стр. 381).

Э. Фишеру (в сотрудничестве с Гейманом) принадлежит также интересная новейшая сводка по биологии паразитных грибов. Она посвящена авторами памяти А. де-Бари, и в этом нужно видеть не только выражение уважения и признательности учителю со стороны ученика (Фишера), но и отражение существа дела, так как именно де-Бари заложил твердую основу всему учению о паразитизме у грибов.

В том же преимущественно морфологическом и специально онтогенетическом направлении микологии работали и многие другие ученики де-Бари (Шталь, Ольманнс, Янчевский и др.), но, кроме них, были и другие иных направлений. Так, Магнус и фон-Генель работали преимущественно по систематике: первый главным образом по ржавчинным, а второй — по несовершенным грибам, где на основании своих очень многочисленных частных исследований дал в конце концов новую, повидимому, хорошо продуманную их систему (1923 г.).[2]

С другой стороны, один из крупнейших учеников де-Бари, Клебс, был более физиологического, чем морфологического направления. Он известен главным образом своими исследованиями относительно влияния внешних условий на ход развития, что было разработано им сначала на примерах грибов и водорослей. Эти исследования Клебса, составившие ему мировую славу и сделавшие эпоху в науке, имеют свои корни в некоторых наблюдениях и положениях де-Бари и отчасти Брефельда (о Клебсе см. стр. 111).

Наконец, нужно более подробно остановиться на Брефельде, занимающем несколько особое положение среди других учеников де-Бари. Он известен главным образом как антагонист де-Бари, но по существу может также рассматриваться и как прямой продолжатель его направления.

Заслуги Брефельда перед микологией очень велики. Во-первых, он очень усовершенствовал методику культуры грибов на искусственных питательных средах. Начало этому делу было положено еще де-Бари, но Брефельд сделал крупные усовершенствования, введя стерилизацию и в некоторых случаях желатинирование сред. Повидимому, в ряде случаев он получал даже настоящие чистые культуры грибов, раньше чем это было достигнуто Кохом в бактериологии. Пользуясь своей высокой методикой, Брефельд произвел массу исследований по онтогенезу грибов, преимущественно сапрофитных и в меньшей степени паразитных. Однако среди последних были головневые, столь подробно изученные Брефельдом не только с морфологической, но и с биологической стороны, что эти его исследования могли быть прямо положены в основу мероприятий по борьбе с головней (протравливание семенного материала и пр.).

Вообще фактическое содержание исследований Брефельда, собранных в большей части в 15 больших томах in 4°[3], представляет очень большую ценность, но в них же содержится особая теория, которая послужила причиной резкого отхода его от де-Бари и его правоверных учеников. В основном эта теория сводится к полному отрицанию полового процесса у высших грибов. Брефельд выводит их из мукоровых, которые в типе имеют спорангии как органы бесполого размножения, но у некоторых эти спорангии превращаются в конидиеносцы. Из типичных спорангиеносных мукоровых выводятся сумчатые грибы, сумка которых гомологична бесполому спорангию, отличаясь от него лишь тем, что число спор в ней уменьшилось и сделалось постоянным (большей частью 8). Аналогичным образом из конидиальных мукоровых выводятся по Брефельду базидиомицеты. Их базидия представляет конидиеносец, выработавший

---

[1] Ed. Fischer, Phallineae-Plectobasidineae, Engler. u. Prantl., Natürl. Pflanzenfam., I, I, 1900.

[2] Höhnel Fr., System der Fungi imperfecti., Mycologische Untersuch. u. Berichte herausg. v. Falk, Bd. I., 1923.

[3] O. Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mycologie, Bd. I—XV, Leipzig-Münster, 1872—1912.

более определенную форму и постоянное число конидий или базидиоспор (большей частью 4).

Указанная эволюция от спорангия к сумке и от конидиеносца к базидии происходила, конечно, постепенно, и в настоящее время имеются представители, у которых она остановилась на полпути. Они образуют характерную для брефельдовской системы группу мезомицетов, которая слагается из двух независимых и параллельных в эволюции рядов: полусумчатых (Hemiasci) в спорангиальном ряду и полубазидиальных (Hemibasidii) в конидиальном ряду. Первые, куда Брефельд относит дрожжи, Protomyces и Ascoidea, отличаются тем, что их сумка еще не выработала типичных черт и имеет неопределенное число спор. Вторые (полубазидиальные) характеризуются тем, что их по большей части многоклеточные базидии или конидиеносцы еще не выработали постоянного

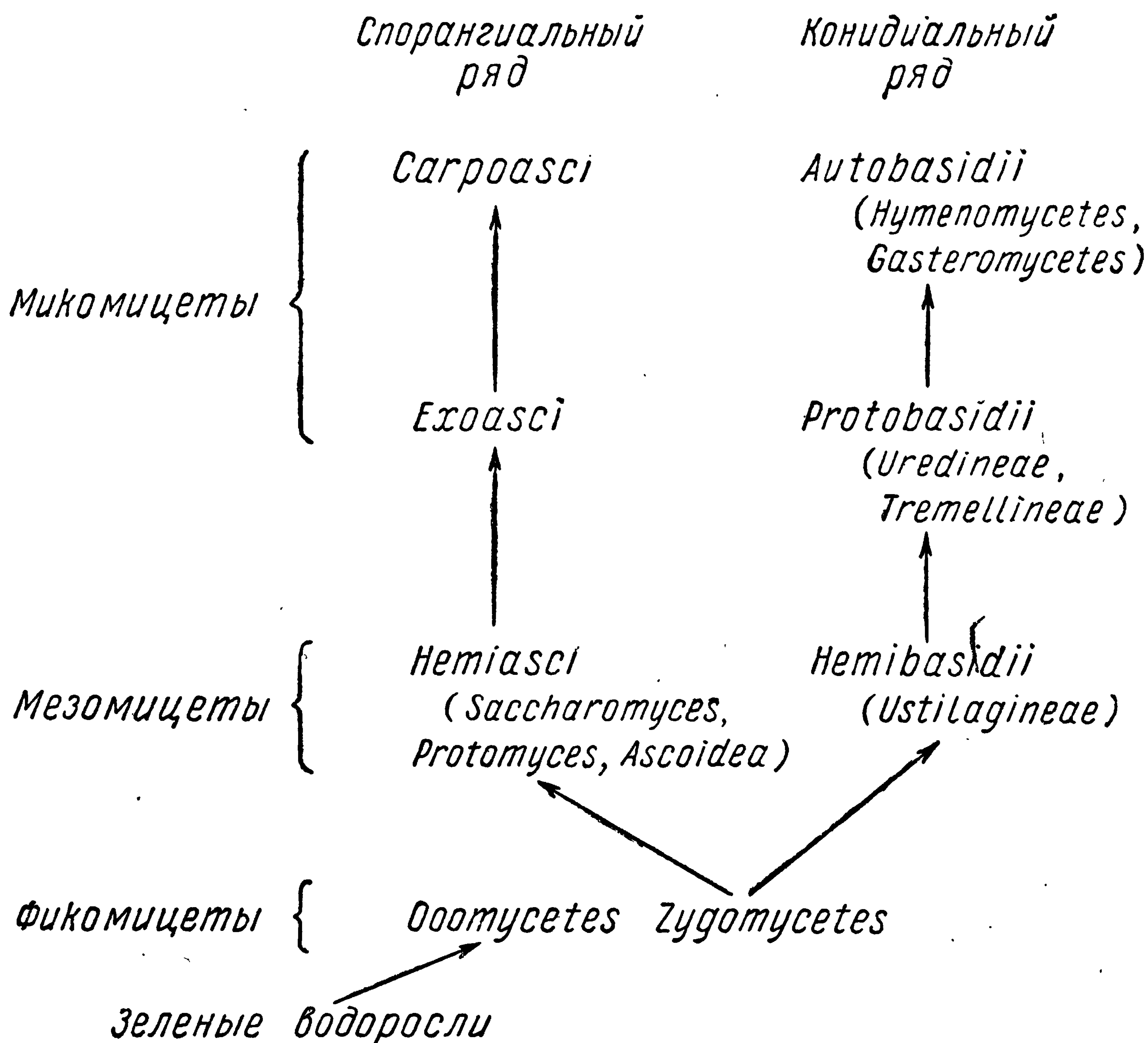


Схема системы грибов Брефельда.

числа и расположения спор. Брефельд относит сюда головневые грибы. Наконец, и среди истинно базидиальных грибов у одних базидия остается многоклеточной (почти всегда четырехклеточной); сюда относятся ржавчинные, дрожалковые и аврикуляриевые, которые Брефельд рассматривает как примитивные, называя их протобазидиальными грибами (Protobasidii). У других базидиальных грибов базидия сделалась одноклеточной; сюда относятся главным образом гимено- и гастеромицеты, наиболее эволюционировавшие и называемые Брефельдом автобазидиальными (Autobasidii). Указанные соотношения могут быть иллюстрированы приводимой схемой.

Таким образом, взгляды Брефельда в указанном отношении отличаются от взглядов де-Бари следующим: он отрицает полностью половой процесс у высших грибов, в том числе и у сумчатых, толкуя сумку как бесполое споро-

ложение, гомологичное спорангию, тогда как де-Бари выводит ее из зиготы (ооспоры) и толкует как половой продукт. В этом коренное различие. Что касается выведения базидии из конидиеносца, то, пожалуй, в этом взгляды Брефельда не так уж противоречат мнениям де-Бари, хотя последний более точно этот вопрос не ставил.

Как бы то ни было, около указанных основных расхождений в 80—90 годах XIX столетия разгорелась весьма жаркая полемика, которая со стороны Брефельда велась в необычно острых тонах, а позднее, уже после смерти де-Бари, принимала иногда даже неприличный характер. Вместе с тем эта научная борьба имела несомненно и большое положительное значение, так как обе стороны не ограничивались словесной аргументацией, а производили фактические исследования для подтверждения своих теоретических взглядов. По самому характеру дискутируемых вопросов это были главным образом исследования по истории развития, и можно, пожалуй, сказать, что большая часть имеющихся сейчас данных в этой области выросла на почве указанной борьбы.

В конце XIX столетия перевес в ней как будто склонялся в сторону учения Брефельда. Большое значение для этого имели, во-первых, многочисленные и блестящие по выполнению, его собственные исследования, а во-вторых, общая стройность его системы. При наличии, повидимому, филогенетического принципа, положенного в ее основание, она вместе с тем обладала внешней стройностью и, так сказать, архитектурной законченностью искусственных систем, а это в первую очередь привлекало в ней симпатии микологов-систематиков. Однако, в конце концов, в основном спор был решен в пользу учения де-Бари. Это было сделано уже в XX столетии, когда, благодаря главным образом применению цитологического метода, были окончательно доказаны не только половой цикл аскомицетов и половая природа сумки, но аналогичное положение выяснилось и у базидиомицетов.

Отсюда, конечно, нельзя сделать вывода, что вся огромная работа Брефельда идет на смарку. Его методика, так же как и многочисленные блестящие исследования по истории развития отдельных представителей, полностью вошли и в содержание современной науки. Даже и его теоретические взгляды с современной точки зрения во многом могут быть увязаны с взглядами де-Бари как их уточнение и отчасти исправление. Так, повидимому, более правильным является выведение Брефельдом высших грибов из зигомицетов, а не из оомицетов, как полагал де-Бари. Более соответствует также современным взглядам представление Брефельдом аскомицетов и базидиомицетов в качестве двух самостоятельных стволов, берущих каждый свое начало от самых низших ступеней развития высших грибов. Основное же направление его работ и их метод, заключающийся в том, чтобы шаг за шагом проследить развитие изучаемого организма от споры до новой споры — представляет уже прямое продолжение работ де-Бари, притом на более высокой основе усовершенствованной методики культуры. Если же в свое время завязалась такая острая борьба между двумя, как казалось, непримиримыми учениями, то это объясняется в значительной степени тем, что в пылу полемики учение Брефельда было слишком заострено в сторону опровержения половой природы аскомицетов. Здесь была несомненная ошибка Брефельда, на которую он был увлечен, повидимому, некоторыми предвзятыми идеями.

Рассматривая дело сейчас в исторической перспективе, можно сказать, что указанные ошибки имеют не такое большое значение для оценки всей работы Брефельда. При всех расхождениях эта работа в существе примыкает к тому же основному течению, которое было начато работами де-Бари, и вместе с ними имела важное значение для формирования микологии в конце XIX столетия.

Указанные и многочисленные другие работы де-Бари и его школы, произведенные преимущественно в онтогенетическом или биологическом направлении, составили главное содержание микологии в ее новом периоде. Успеху их в значительной степени способствовало и то, что они соответствовали общему направлению ботаники того времени. Естественно поэтому, что анало-

гичные микологические работы производились в разных странах и независимо от де-Бари. Однако они далеко не получили такого размаха и значения.

Таковы в Германии работы Прингсгейма, Кона и Цопфа. Первый известен как крупнейший альголог, из грибов же специально изучал только сапролегниевые, где ошибочно описал особые спермамебы, производящие оплодотворение. Затем де-Бари в некоторых более ранних своих работах исправил эти ошибочные данные. Кон занимался только низшими грибами и особенно теми, которые вызывают болезни животных. Между прочим, он первый изучил болезнь мух, вызываемую Empusa muscae.

Цопф (ученик Брефельда) также занимался преимущественно низшими грибами (хитридиевыми). Ему же принадлежит ценное руководство по микологии (1890 г.), которое было важным дополнением к руководству де-Бари, особенно в биологической и физиологической частях.

Во Франции после Тюляна в последней четверти XIX века работал ван-Тигем, главным образом по аскомицетам и мукоровым[1]. У последних он описал немало новых видов и проследил бесполое и половое размножение. В то же время Корню работал по сапролегниевым и первый описал Monoblepharis[2].

В США также в последней четверти XIX века начал работать Текстер, сначала по мукоровым, где тщательно изучил с онтогенетической стороны много новых оригинальных форм. Затем он занимался главным образом лабульбениевыми и выпустил три тома обширной монографии этой оригинальной группы[3].

В других странах и совсем не было заметного онтогенетического направления в микологии, которое не вышло бы непосредственно из школы де-Бари.

Более широко выявилась другая (биологическая) струя этого нового течения в виде фитопатологии, бывшей в этот период по существу более главой микологии, чем особой наукой. Лишь позднее, в основном в XX столетии, когда достаточно выявились и другие, кроме грибов, возбудители болезней растений и когда внимание было обращено на изучение не только возбудителя, но и самого процесса болезни, фитопатология достаточно выделилась в особую дисциплину, не совпадающую с микологией ни по объему разбираемых явлений, ни по подходу к ним. В середине XIX века этого еще не было, поэтому уже первые работы де-Бари о паразитных грибах были вместе с тем и началом научной фитопатологии. Особенно это относится к таким работам, как исследования картофельного гриба, которые вызваны были прямыми хозяйственными запросами.

Выяснив грибную природу заболеваний растений, они явились основой для дальнейшего изучения последних в указанном направлении и естественно, что это дело привлекло многочисленных микологов. Кроме уже упомянутых дальнейших работ самого де-Бари и некоторых его учеников (например Воронина), а также работ Брефельда по головневым, можно указать еще на исследования Миллярде, М. Уорда и некоторых других учеников де-Бари. Миллярде во Франции занимался главным образом изучением пероноспоровых грибов, особенно возбудителем милдью винограда (Plasmopara viticola) и между прочим специально против него составил свою и до сих пор знаменитую в фитопатологии бордосскую жидкость. М. Уорду, кроме микологических работ, принадлежит также один из первых в Англии учебников фитопатологии (Diseases of Plants, 1-ое изд. 1889 г.).

Наряду с тем и кроме школы де-Бари изучение паразитных грибов с фитопатологическими целями стало очень распространяться во второй половине XIX столетия.

В Германии Р. Гартиг изучал грибы, паразитирующие на лесных деревьях, и написал превосходное руководство по лесной фитопатологии (R. Hartig,

---

[1] Van Tieghem, Recherches sur les Mucorinées. Ann. sci. nat, v. 17, 1873.

[2] Cornu, Monographie des Saprolegniées. Ann. sci nat., v. 15, 1872.

[3] Thaxter R., The Entomophthoraceae of United Stats, Mém. Boston Soc. Nat. Hist., v. 4, 1888. New or peculiar American Zygomycetes, I, II. Bot. Gaz., v. 20 u. 28, 1895 и 1897. Contribution towards a monograph of the Laboulbeniaceae I, II, III, Mem. Amer. Acad., v. 12, 13, 14, 1896, 1908, 1924.

Die wichtigen Krankheiten der Waldbäume, 1874); Франк, открывший микоризу древесных пород, составил также руководство по болезням растений (имеется в русском переводе под названием «Болезни растений»). В том же направлении, одновременно по микологии и фитопатологии, работали также Тубеф и Киркнер.

В Дании Рострул, почти одновременно и независимо от де-Бари установивший разнохозяйственность у ржавчинных грибов, также много занимался фитопатологией и написал по ней учебник на датском языке.

В Швеции Эриксон очень много работал по ржавчинным грибам; он установил, между прочим, весьма важное для фитопатологии явление специальных форм у ржавчины на хлебах. Другое его обобщение, известное под названием теории микоплазмы, было менее удачным (см. стр. 90). Эриксону принадлежит также хорошее руководство по фитопатологии. Аналогичная миколого-фитопатологическая работа производилась также и в других странах Европы, а несколько позднее также и в США, причем там она получила особенно широкий размах отчасти уже в конце XIX и особенно в XX веке.

Наряду с указанными основными и наиболее характерными течениями микологии нового периода (онтогенетическое и биологическое течения) продолжалась, конечно, работа и в других направлениях. В частности, много работали по флористике и систематике грибов. Флористические исследования имели преимущественно местное значение, но из них складывались более обширные «флоры», уже выходившие за узкие пределы. Особенно следует отметить среди них многотомную «Криптогамическую флору Германии, Австрии и Швейцарии», издававшуюся Рабенгорстом. Отдельные томы ее, посвященные грибам в обработке разных специалистов, служат и до сих пор важнейшим пособием для определения грибов, в том числе и нашей страны. Аналогичное значение имела обработка флоры грибов Шлезвига, произведенная Шретером (J. Schröter, Die Pilze Schlesiens) и др. Еще большее значение для специальных работ и описания новых видов имеет огромная сводка по грибам всего мира, издававшаяся Саккардо. Она представляет собрание латинских диагнозов всех описанных грибов и издавалась по мере накопления материала. С 1882 г. до 1931 г. вышло 25 больших томов, содержащих описание около 75 000 видов грибов. Принятая в ней система классификации — искусственная и поэтому не имеет самостоятельного значения. Впрочем это обстоятельство ввиду специального назначения труда Саккардо — служить пособием при определении, пожалуй, даже полезно, так как облегчает нахождение соответственных рубрик.

В самом конце XIX столетия также в мировом масштабе систематика грибов была представлена в Natürliche Pflanzenfamilien Энглера и Прантля, где обработка доведена только до родов. Система классификации здесь естественная и отражает в основном взгляды Брефельда с некоторыми частными поправками по де-Бари. Можно заметить, что и во многих других систематических сочинениях конца XIX столетия наблюдается аналогичное объединение системы Брефельда с системой де-Бари (напр. у Marchand, Massee).

Указанные системы исходят из представления о монофилетическом происхождении грибов из зеленых водорослей. Однако высказывались и иные мнения. Так, в 70-х годах Кон и Сакс развивали учение о полифилетическом происхождении грибов из разных групп водорослей [1]. Особенно далеко шел в этом направлении Сакс. Он выводил дрожжи из протокковых водорослей, зигомицеты из конъюгат, оомицеты из сифоновых водорослей, аскомицеты из Coleochaete, ржавчинные из красных водорослей и базидиомицеты из харовых. Такая крайняя точка зрения, когда грибы как филогенетическая группа уничтожаются, распыляясь между разными водорослями, не встретила большого сочувствия и распространения. Хотя она и повторяется в общих чертах в известном компендиуме по систематике растений Лотси даже в 1907 г., но это исключение [2]. Однако более умеренные полифилетические взгляды о разном

[1] Cohn. Conspectus familiarum cryptogamarum. Hedwigia, 1872.
[2] Lotsy. Vorträge ü. botanische Stammesgeschichte, Bd. I, 1907.

происхождении низших и высших грибов находили больше сторонников (низшие грибы выводили при этом из зеленых водорослей, а высшие — из красных; например A. Meyer, Vuillemin и др.). Все-таки большинство исследователей стояло на монофилетической точке зрения де-Бари и Брефельда. Некоторое новое течение в этом направлении представляют попытки выведения грибов не из зеленых водорослей, а из простейших амебообразных или жгутиковых организмов. Мысль о возможности такого происхождения грибов была высказана впервые еще в 1874 г. Сорокиным, а затем более подробно была развита Данжаром (1886 г. и след.). Как известно, сейчас такое представление разделяется многими микологами.

Суммируя все сказанное о развитии микологии в течение ее нового периода, надо отметить, что за это время из собрания описаний довольно многочисленных форм и их формальной классификации она превратилась в науку в современном понимании, имеющую задачей разностороннее изучение грибов как живых, развивающихся организмов. Этими успехами микология обязана была прежде всего новому направлению исследования в виде изучения онтогенеза, циклов развития и биологии особенно паразитных грибов. Последнее уже послужило основой для фитопатологии, развивавшейся в теснейшей связи с микологией. Все это развитие происходило под особо большим влиянием де-Бари и его школы.

Особенно нужно отметить еще основной метод исследований де-Бари. Он заключается в том, чтобы, изучая организм, шаг за шагом проследить все его изменения в течение цикла развития. Этот метод и сейчас представляет основу микологического исследования, и за отступления от него приходится нередко тяжело расплачиваться большими ошибками, как это случается не только в микологии, но и в соседних дисциплинах: бактериологии или альгологии.

Глава третья

НОВЕЙШИЙ ПЕРИОД: ОТ КОНЦА XIX СТОЛЕТИЯ ДО СОВРЕМЕННОСТИ

Новейший период микологии далеко не так ясно отграничен от предшествующего, как этот последний был отчленен от старого периода. Даже и хронологически он определим не вполне четко, так как многие, характерные для него вопросы, достаточно наметились и начались разработкой еще в XIX веке, а другие только после начала XX века. В существе же его основные направления представляют прямое продолжение и дальнейшее развитие тех идей, которые сложились в течение нового периода.

Однако кажется целесообразным все-таки выделить новейший период по следующим основаниям:

1. Он выражает современное состояние микологии с ее более обширным содержанием.

2. Некоторые очень существенные для современной микологии проблемы все-таки являются совершенно новыми, не существовавшими в XIX столетии. Такова, например, проблема генетики грибов.

3. Особенно характерной чертой новейшего периода нужно признать введение цитологического метода исследования в изучение онтогенеза (судьба клеточных ядер: кариогамия, гаплоидная и диплоидная фазы и пр.).

4. Наконец, характерно для него расширение и углубление экспериментальных методов при разработке разных проблем: генетики, экспериментальной морфологии и экологии грибов.

Поэтому можно говорить о довольно сильном течении, которое называют экспериментальной микологией.

Так как освещению новейшего периода собственно и посвящена вся наша книга, то здесь в историческом очерке мы можем подойти к нему сравни-

тельно короче и ограничиться беглым рассмотрением того, как сложилось в ряде следовавших друг за другом главных исследований современное состояние наиболее важных проблем.

1. ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОНТОГЕНЕЗА; СМЕНА ГЕНЕРАЦИЙ И ЯДЕРНЫХ ФАЗ

Клеточные ядра, на которые, как известно, главным образом направлено цитологическое изучение, у грибов большей частью очень мелки и не различимы в живой клетке. Правда, как было указано выше, уже в 1866 г. де-Бари проследил в развивающейся сумке Pyronema последовательные стадии от одноядерного до восьмиядерного состояния (см. рис. 326). Однако, это исключительный случай, а обычно для обнаружения ядер у грибов необходима специальная методика фиксации и окраски. Эта методика, распространившаяся в ботанике главным образом вслед за работами Страсбургера 70-х и 80-х годов XIX столетия, для грибов была впервые применена Шмицем[1] в 1880 г. Он обнаружил ядра у ряда фикомицетов, аскомицетов и ржавчинных, причем у последних отметил даже такое явление, как двуядерность уредоспор, но каких-либо обобщений из этих своих наблюдений не сделал. Такой же характер носили следующие за тем работы Страсбургера (1884, по гименомицетам), Розенвинге (1886, по гименомицетам), Задебека (1884, по Exoascus), Уокера (1889, по Peronospora) и др., ограничившиеся описанием ядер и их деления. Розен в 1893 г.[2] аналогичным образом наблюдал у ржавчинных одноядерность в пикнидах и двуядерность в эцидиях и телейтоспорах, а у гименомицетов подметил даже двуядерность молодой базидии, слияние ее ядер в одно и затем два деления его с образованием четырех ядер. Однако все это считалось курьезными фактами и не связывалось с основным циклом развития.

Иначе ставится дело в работах Данжара. В ряде быстро следующих друг за другом исследований он установил слияние двух первоначальных ядер в развивающейся сумке, телейтоспоре, головневой споре и базидии гименомицетов и придал этому слиянию общее значение, толкуя его как оплодотворение[3]. Такое толкование слияния двух ядер одной клетки встречало известные затруднения (даже сам Данжар в первой работе о ржавчинных назвал его псевдооплодотворением) и противоречило учению де-Бари о слиянии двух половых клеток в процессе оплодотворения (у аскомицетов.) Поэтому одновременно с дальнейшими работами Данжара производились и другие цитологические исследования в направлении поисков слияния половых органов.

По аскомицетам здесь прежде всего нужно указать на работы Герпера[4]. Он цитологически изучил половые органы у Erysiphaceae и Pyronema, описанные еще де Бари, и, установив их одноядерность у первых и многоядерность у второй, показал их слияние и переход мужских ядер в женский орган, вслед за чем, по его описанию, сейчас же следует и слияние соответственных мужских ядер с женскими (так называемое герперовское слияние). Вместе с тем Герпер подтверждает и слияние ядер в молодой сумке (данжаровское слияние), так что, по его мнению, половой процесс аскомицетов состоит из двух последовательных слияний ядер, что должно повести к образованию в сумке копуляционного ядра с четверным набором хромозом (тетра-

---

[1] Schmitz, Untersuch. ü. d. Zellkerne der Tallophyten; Untersuch. ü. d. Struktur d. Protoplasma's und d. Zellkerne d. Pflanzenzellen. Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellschaft f. Naturkunde, Bonn, 1879 u. 1880.

[2] Rosen F., Beiträge z. Kenntniss d. Pflanzenzellen. Cohn's Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, Bd. 6, 1893.

[3] Dangeard P. 1) Une pseudofécondation chez les Urédinées, C. r. Acad. Paris, v. II, 6, 1893; 2) La réproduction sexuelle des Ustilaginées, C. r. Acad. Paris, v. II, 6, 1893; 3) La reproduction sexuelle des Ascomycètes, Le Botaniste, 1894 и 1897; 4) Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes, Le Botaniste, v. 4, 1896.

[4] Harper R. 1) Die Entwicklung d. Peritheciums in Sphaerotheca Castagnei, Ber. d. d. bot. Ges., 1895; 2) Ueber d. Verhalten d. Zellkerne bei Fruchtbildung d. Ascomyceten, Jahrb. wiss. Bot., 1896; 3) Sexual Reproduktion in Pyronema confluens, Ann. of Bot., 1900.

плоидное ядро). Такое представление и до сих пор поддерживается некоторыми английскими авторами во главе с Гвин-Воган[1], которая описывает даже двойную редукцию хромозом при последующем развитии сумки: сначала при первом делении число хромозом уменьшается с четверного до двойного (мейозис, или редукционное деление), затем при третьем делении двойное число уменьшается до простого (брахимейозис, или сокращенное редукционное деление).

С другой стороны, Данжар, а за ним и некоторые другие французские авторы, толкуя слияние ядер в сумке как настоящее оплодотворение, отрицали герперовское слияние половых органов и половое значение антеридия [2]. Эти разногласия были разрешены работами Клауссена, данные которых сейчас почти общеприняты (см. стр. 40)[3]. Наиболее существенным в них является положение, что при слиянии половых органов (цитогамии) не происходит немедленного слияния клеточных ядер (кариогамии), а мужские и женские ядра только попарно сближаются. Эти пары, или дикарионы, переходят в аскогенные гифы, и слияние ядер дикариона имеет место только в молодой сумке, где таким путем получается диплоидное ядро. При первом (редукционном) делении его снова восстанавливаются гаплоидные ядра.

Таким образом, у аскомицетов устанавливается чередование поколений или ядерных фаз в цикле развития: гаплоидной (мицелий с органами бесполого размножения и половыми органами) и диплоидной (оплодотворенный аскогон, аскогенные гифы и молодые сумки до редукционного деления в них). Последняя по характеру своего ядерного аппарата получила название дикариофит. Дальнейшие работы разных авторов выяснили, что у многих аскомицетов оплодотворения в виде слияния половых органов не происходит, но и в этом случае апогамного развития имеет место такая же смена ядерных фаз: гаплоидного гаметофита и диплоидного дикариофита (см. стр. 43).

По ржавчинным грибам, после отмеченных уже работ Розена (1893) и Данжара (1893), крупным шагом вперед в деле цитологического изучения нужно считать исследования ученика Данжара, Саппен-Труффи[4]. Им в широком масштабе (у представителей 10 родов) была показана смена одноядерной и двуядерной фаз в цикле развития, и этим вполне установлено общее значение этого явления для Uredinales. Саппен-Труффи отмечает также, что двуядерные клетки делятся таким способом, что сначала, одновременно и параллельно друг другу, делятся их оба ядра, так что дочерние клетки получают не сестринские ядра. Этим подчеркивалось единство пары ядер, получивших название «noyaux conjugués» (связанные ядра).

Немного позднее другой французский ботаник Мер[5] шире развил взгляды о теоретическом значении этой смены одноядерного и двуядерного состояний в цикле развития, определенно отождествляя их с гаметофитом и спорофитом. Последнему он дает специальное название синкариофит, обозначая термином синкарион сближенную пару ядер, гомологичную одному диплоидному ядру. Эти взгляды Мера вполне соответствуют нашим современным представлениям, но фактические его сведения были еще недостаточны, и потому правильные по существу идеи не могли быть достаточно обоснованы. Так, он, как и Саппен-Труффи, полагал, что первое образование синкариона происходит путем деления первоначального единственного ядра в молодой базальной клетке эцидия. Таким образом получалось, что переход от гаметофита к спорофиту, т. е.

---

[1] Gwynne-Vaughan H., она же (ранее) Fraser — многочисленные работы по дискомицетам в Ann of Bot. с 1914—1938.

[2] Dangeard P., Recherches sur le développement du perithèce chez les ascomycètes Le Botaniste, v. 9, 1906; — L'origine du perithèce chez les ascomycètes, Le Botaniste, v. 10, 1907, и другие работы преимущественно в том же журнале (Le Botaniste).

[3] Claussen P. Z. Kenntniss d. Kernverhaltnisse von Pyronema confluens, Ber. d d. bot. Gesellsch., 1907; Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten, Pyronema confluens, Ztschr. f. Bot., 1912.

[4] Sappin-Trouffy, Recherches hystologiques sur la famille des Uredinées, Le Botaniste, v. 5, 1896.

[5] Maire R, L'évolution nucleaire chez les Endophyllum, Journ. d. Bot, 1900; — Recherches cytologiques et taxonomiques sur les basidiomycètes Thèse, Paris, 1902

эквивалент *оплодотворения, нужно видеть* в делении ядра, что, конечно, казалось мало вероятным.

Эти трудности были разъяснены работами Блекмена и Кристмена[1]. Названные авторы установили, что двуядерность у ржавчинных грибов берет начало или из слияния двух одноядерных плодущих клеток, или из переползания ядра вегетативной клетки в соседнюю с ней плодущую, и истолковали это явление как своеобразный половой процесс, а сливающиеся клетки как половые. При этом Блекмен эволюционно выводит их из карпогона красных водорослей с их трихогиной, полагая, что и у ржавчинных они оплодотворялись раньше спермациями, а Кристмен видит здесь зигогамию, выводимую из мукоровых.

Указанные открытия Блекмена и Кристмена и некоторые разногласия между ними вызвали появление ряда новых исследований в том же направлении выяснения способов появления первой двуядерности и определения морфологического значения этого явления[2].

Произведя в ряде работ довольно широкое изучение как полных, так и неполных, лишенных эцидия ржавчинников, Курсанов[3] пришел к выводу, что наблюдаемое здесь в разных местах цикла развития слияние клеток не может считаться половым процессом в собственном смысле и представляет типичное явление апогамии, а принимающие в нем участие клетки ничем принципиально не отличаются от других клеток гаплоидного мицелия. Другой вывод этих исследований заключался в том, что современные неполные ржавчинники должны рассматриваться не как примитивные, как это часто делалось, а как вторично упрощенные, утерявшие эцидии или также и уредоспороношения, в результате сокращения жизненного цикла. В связи с этой утратой у них наблюдается наибольшее разнообразие во времени появления двуядерности на первоначальном гаплоидном мицелии.

Позднее к сходным в основном результатам пришел так же Линдфорс[4].

Наконец, последним по времени и притом очень крупным открытием в онтогенезе ржавчинных грибов нужно счесть установление у них гетероталлизма, что было сделано Креги в 1927[5] (см. стр. 373—374). Согласно его исследованиям базидиоспора прорастает или в (+), или в (—) гаплоидный мицелий, который сам по себе не может перейти в диплоидную фазу Это осуществляется или в результате срастания двух разнозначных близко расположенных мицелиев, или в результате перенесения насекомыми пикноспор с мицелия одного знака на мицелий другого знака. Только в этих случаях наступают те апогамические слияния клеток, повидимому, несущих противоположный пол, какие были описаны более ранними авторами. Этим же открытием разъясняется окончательно и значение пикнид, или спермогониев. Они оказываются не абортивными мужскими половыми органами, как их часто трактовали раньше, а гаплоидными спороношениями, функция которых в настоящее время, правда, имеет отношение к полу и заключается в том, чтобы увеличить возможность слияния разнозначных в половом отношении мицелиев.

Мы разобрали сравнительно более подробно пример ржавчинных грибов, так как у них особенно четко выступают соотношения одноядерной и двуядер-

---

[1] Blakman V., Fertilisation etc. of the Uredinae, Ann. of Bot., 1904; Further Studies on the Sexuality of the Uredineae, Ann. of Bot , 1906.

Christman A., Sexual Reproduction in the Rusts, Bot. Gaz., v 39, 1905; The Alternation of the Generations . in the Rusts, Bot. Gaz. v. 44, 1907.

[2] Работы Olive, Курсанова, Dittschlag, Pavolini, Hoffmann, Fromme, Lindfors и др.

[3] Kurssanow L., Zur Sexualitat der Rostpilze, Zschr. f. Bot., 1910; — Морфологические и цитологические исследования в группе Uredineae, Ученые записки Московск. университета, 1915; — История развития ржавчинников с повторными эцидиями, Журн. Русского ботанического общества;—Recherches morphologiques et cytologiques sur les Uredinées. Bul. Soc. nat. Moscou, 1917, и другие работы.

[4] Lindfors, Studien u. den Entwicklungsverlauf bei einigen Rostpilze. Svensk bot. Tidskrift, Bd 18, 1924.

[5] Craigie J. H., Experiment on sex in Rust Fungi, Nature, v. 120, 1927; — Discovery of the Function of the Pycnia in the Rust-Fungi, Nature, v. 120, 1927; — An experimental investigation of sex in Rust-Fungi, Phytopathology, v. 21, 1931.

ной фаз в цикле развития. Поэтому у ржавчинных они были выяснены раньше, чем в других группах, и могли послужить отправной точкой для последующих работ по цитологии онтогенеза у грибов. Между прочим, и теория Клауссена о половом цикле у аскомицетов с ее толкованием парных ядер в аскогенных гифах в значительной степени базируется на таком же понимании двуядерности у ржавчинных грибов, развитом еще в 1896 г. Саппен-Труффи.

Также и по другим группам базидиальных грибов, которые, как и ржавчинники, лишены половых органов и развиваются апогамно, дальнейшее изучение онтогенеза в значительной степени опиралось на имевшиеся уже данные по Uredinales.

По головневым грибам еще в 1893 г. Данжар установил слияние ядер в головневой споре при ее созревании. Однако дальнейшие успехи цитологического изучения этой группы выявились значительно позднее. Здесь нужно отметить работы Равичера, выяснившие, что и у головневых цикл развития слагается из гаплоидной (одноядерной) и диплоидной (двуядерной) фаз с значительным преобладанием второй [1]. Затем нужно указать на Книпа, Бауха и др., работавших преимущественно в связи с явлениями гетероталлизма [2]. Ими установлена биполярная гетероталличность базидиоспор изученных головневых и попарная их копуляция, ведущая к образованию диплоидного мицелия, сложенного из двуядерных клеток. Этот мицелий преобладает в цикле развития, и только он способен к паразитной жизни; что же касается гаплоидного состояния, то оно очень сокращено и сводится часто только к базидиоспорам, копулирующим еще на базидии. В односпоровой культуре такие базидиоспоры могут размножаться почкованием, давая гаплоидное потомство, не способное к паразитизму.

По гименомицетам еще в 1896 г. Данжар установил слияние клеточных ядер в молодой базидии, но цитология всего цикла развития стала выясняться только значительно позднее. Здесь особенно важны работы Книпа, начиная с 1913 г., выяснившие соотношение гаплоидной (одноядерной) и диплоидной (двуядерной) фаз в цикле развития у разных представителей, хотя имелись по тому же вопросу и более ранние указания Николс [3]. В дальнейшем цитологическое изучение онтогенеза гименомицетов велось главным образом в связи с гетероталлизмом, открытым у них только в 1918 г. М. Бансод [4].

Об изучении гетероталлизма будет сказано ниже (см. стр. 451), здесь же можно указать только, что в общем цитологические исследования онтогенеза как гименомицетов, так и других базидиальных грибов, показали, что, несмотря на утрату половых органов и апогамию, развитие их протекает по половому циклу с характерной для него сменой ядерных фаз. Из них преобладает диплоидная фаза с дикарионами, а гаплоидная иногда сокращена только до базидиоспор. Базидия оказывается таким же половым спороношением, как и сумка, что доказывается происходящим в той и другой слиянием ядер дикариона и последующим редукционным делением. Последнее (редукционное деление) доказывается кое-где в базидии непосредственным цитологическим наблюдением, но еще шире — генетической неоднородностью развивающихся на базидии спор (половые, а иногда и другие различия).

В рассмотренных группах высших грибов (аскомицетов и базидиомицетов)

---

[1] Ravitscher F., Beiträge z. Kenntniss d. Ustilagineen, I, II, Zschr. f. Bot., Bd. 4, 14, 1912, 1922: — Zur Sexualität d. Brandpilze: Tilletia tritici, Ber. d. d. bot. Ges., Bd. 32, 1914.

[2] Kniep H., Untersuch. ü. Antherenbrand, Zschr. f. Bot. Bd. II, 1919; — Ü. Urocystis anemones, Zschr. f. Bot., Bd. 13, 1926, Bauch R. Kopulationsbeding. u. sekundäre Geschlechtsmerkm. bei Ustilago violacea, Biol. Cbl., Bd. 42, 1922; — Ü. Ustilago longissima, Zschr. f. Bot., Bd. 15, 1923; — Untersuch. ü. ...Ustilago bromivora und Ust. grandis, Zschr. f. Bot., Bd. 17, 1925.

[3] Kniep H., Beitr. z. Kenntniss d. Hymenomyceten, I—V, Zschr. f. Bot., Bd. 5,7, 9, 1913, 1915, 1917;—Über d. Bedingungen d. Schnallenbildung bei den Basidiomyceten, Flora, 1918. Nichols S. P. The nature and origin of the binucleated cells... Transact. Wisc. Acad. v. 15 (1904).

[4] Bensaude M., Recherches sur le cycle évolutif et la sexualité chez les Basidiomycètes, Thèse, Paris, 1918.

применение цитологического метода к изучению онтогенеза дало нечто принципиально новое для понимания их половой функции и смены генераций. Цитология применялась также и при изучении низших грибов (фикомицетов и архимицетов), однако здесь ее значение оказалось более узким и принципиально новых установок, неизвестных в XIX в., она дала мало.

Особенно усердно изучалась среди низших грибов цитология полового процесса пероноспоровых, вероятно, в значительной степени благодаря удобству применения к ним микротомной методики. Из работ, давших здесь наиболее крупные результаты, следует указать на исследования Стевенса по оплодотворению Albugo [1]. Они охватывают довольно много видов этого рода и обнаруживают у них интересную эволюцию строения половых органов и оплодотворения, начиная от Albugo bliti с многоядерными яйцеклетками и ооспорами и кончая Albugo candida, где они одноядерны (см. стр. 203). У тех же пероноспоровых Аренс проследил и цитологию прорастания ооспор с происходящим здесь редукционным делением копуляционного ядра [2]. Этой работой дано одно из немногих прямых доказательств того, что у низших грибов вся жизнь проходит в гаплоидной фазе, а диплоидной является только зигота.

2. СИСТЕМАТИКА И ФЛОРИСТИКА

Разработка систематики грибов в новейшем периоде микологии в значительной степени является прямым продолжением такой же работы предыдущего периода. Общие системы грибов строятся на филогенетической основе и исходят в основном из учения де-Бари. Примером их может служить система, предложенная Э. Фишером в 1912 г. [3]. Такой же в общем характер имеет система грибов, принятая во втором, еще не законченном, издании Natürliche Pflanzenfamilien Энглера.

Продолжалось также и флористическое изучение грибов по отдельным странам. Из них следует отметить второе издание криптогамической флоры Рабенгорста, еще не законченные бранденбургскую криптогамическую флору и флору Швейцарии.

Наряду с этим накопление материала позволило создать ряд ценных монографий по отдельным группам, особенно паразитных грибов. Из них можно указать на монографию ржавчинных всего света Сидовых или систематические обработки головневых Клинтоном и ржавчинных Артюром в Северо-Американской флоре [4].

Следует указать также на работы Фишера (Ed. Fischer) и Клебана (Klebahn), начавшиеся еще в XIX столетии и захватывавшие как систематику, так и экологию грибов. Фишер много работал по биологии ржавчинных грибов и дал также очень основательную систематическую обработку их в криптогамической флоре Швейцарии [5]. Также и Клебан, работавший по биологии ржавчинных и давший большую сводку в этом направлении, произвел кроме того систематическую обработку их для Бранденбургской криптогамической флоры [6]. Клебан также много занимался несовершенными грибами и их связью с сумчатыми. Ему, а особенно Потебне, удалось даже показать наличие известных закономерных соотношений в строении конидиального спороношения (пикнида) и сумчатого (перитеций). Этим создается известная база для есте-

[1] Stevens F. L., Bot. Gaz., v. 28, 32, 38, 1899, 1901, 1904.

[2] Arens, Untersuch. ü. Keimung und Cytologie der Oosporen von Plasmopara viticola, Jahrb. f. Wis. Bot., Bd. 70, 1929.

[3] Ed. Fischer, статья Pilze, Handwörterbuch d. Naturwiss., 1-е изд. 1912, 2-е изд. 1932 г.

[4] Sydow H. et P., Monographia Uredinearum, vol. I—IV, 1904—1924.
Clinton C., Ustilaginales, North Amer. Flora, 1906.
Arthur J., Uredinales, Ibidem, 1907.
Arthur I., Manual of the Rusts of USA and Canada, 1934.

[5] Ed. Fischer, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen ü. Rostpilze, Reitr. Kryp. fl. d. Schweiz, Bd. I, 1898; Uredineen der Schweiz, 1909.

[6] Klebahn H., Die wirtswechselnde Rostpilze, 1904; Uredineen, Krypt. fl. d. Mark Brandenburg, Bd. 5a, 1914.

ственной классификации несовершенных, специально сферопсидных грибов, так как строение пикниды указывает в известной мере и на строение перитеция, хотя, может быть, и утраченного у данной формы [1].

В трудной систематически группе гименомицетов большую ценность представляет их иконография, как атлас Брезадола [2] и другие аналогичные издания.

Наконец, нужно указать на систематику рода Fusarium. Этот обширный род, имеющий важнейшее значение для фитопатологии, представляет вместе с тем очень большие трудности для различения видов. Ввиду этого по систематике его выросла весьма значительная литература и выявились специалисты по этому роду. Из них можно указать на Аппеля (Appel), Волленвебера (Wollenweber) и Щербакова [3].

Более специфичными для новейшего периода нужно счесть такие систематические работы, которые кладут в основу новые неизвестные раньше методы. К числу их нужно отнести серологический метод систематики, разрабатываемый преимущественно кенигсбергской школой Меца. Сам Мец дал в 1929 г. систему всех грибов, построенную в значительной степени на серологических реакциях, а его ученики, Нейгоф и Цигеншпек, аналогичным образом, но подробнее разработали систему базидиомицетов [4].

Как известно, применимость в широком масштабе серологических реакций для систематических целей встречает вообще немало возражений; также и для микологии этот метод, повидимому, не дал особенно важных результатов, кроме некоторых лишних подтверждений и без того признаваемых родственных связей.

Также принципиально новыми являются попытки использовать непосредственно некоторые цитологические данные для систематических целей, специально для трудной в общем систематики базидиомицетов. Еще в 1898 г. Юель обратил внимание на то, что у одних базидиомицетов первое деление ядра ориентировано вдоль базидии, а у других поперек [5]. Называя первые стихобазидиальными, а вторые хиастобазидиальными, он пытался использовать эти различия для выяснения филогенеза базидиомицетов. В 1902 г. еще более широко это было развито Мером [6], давшим довольно разработанную систему базидиомицетов на основе их стихобазидиальности и хиастобазидиальности. Наконец, то же учение еще дальше развивается в современной сводке Геймана [7], где дается весьма сложная и, на наш взгляд, недостаточно убедительная по своей филогенетической значимости систематика базидиомицетов (см. стр. 337).

3. ЭКОЛОГИЯ (БИОЛОГИЯ)

Как и раньше, преимущественное внимание обращалось на экологию паразитных грибов ввиду их фитопатологического значения. При этом выяснилось довольно широкое, хотя и не без исключений, правило. Мало специализированные полупаразиты действуют на растение подобно тому, как это под-

[1] Klebahn H., Haupt- und Nebenfruchtformen der Ascomyceten, Leipzig, 1918.
Потебня А. А., Микологические очерки, Тр. Харьк. общ. естествоиспытат. т. 12, 1907; К истории развития нек. аскомицетов. Там же, т. 13, 1908.

[2] Bresadola G., Iconographia mycologica; выпускались с 1927 г.

[3] Appel und Wollenweber, Grundlagen einer Monographie d. Gattung Fusarium, Arb. Kais. biol. Anst., Bd. 8, 1910.
Wollenweber. Fusarium-Monographie, Zeitschr. Parasitenkunde, Bd. 3, 1925.
Wollenweber u. Reinking, Die Fusarien, 1935.

[4] Mez C. Versuch. einer Stammesgeschichte d. Pilzreiches, Schriften d. Königsberger gelehrt. Gesellsch., Bd. 6, 1929.
Neuhoff u. Ziegenspeck. Morpholog. serologische Bearbeitung d. Systems d. Basidiomyceten, Bot. Arch., Bd. 16, 1926.

[5] Juel. Die Kerntheilungen in den Basidien und die Phylogenie der Basidiomyceten, Jahrb. f. Wiss. Bot., 1898.

[6] Maire R., Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes, Thèse, Paris, 1902.

[7] Gäumann E., Vergleichende Morphologie der Pilze, 1926.

метил для склеротинии еще де-Бари (1886, см. стр. 342), т. е. быстро убивают ткань своими выделениями, так что гифы гриба фактически растут уже среди мертвых клеток. Это положение особенно хорошо было разработано далее в ряде работ преимущественно английских исследователей Броуна, Блекмена и др. [1]. Наоборот, истинные, особенно облигатные, паразиты действуют на ткань в общем менее грубо, не вызывая ее быстрого отмирания, а нередко сначала даже как бы стимулируют ее к более усиленному разрастанию и скоплению питательных веществ. Эти явления были выяснены школой ученика де-Бари М. Уорда [2], а затем рядом французских и американских авторов, особенно на примерах ржавчинных грибов, паразитирующих на злаках.

Значительные успехи были достигнуты также в изучении специализации паразитных грибов. Здесь еще в XIX в. Эриксон показал наличие так называемых специальных форм (formae speciales) у Puccinia graminis, различающихся по родам поражаемых ими злаков (f. sp. tritici, f. sp. avenae, f. sp. secalis и др. [3]. Дальнейшим крупным шагом вперед было установление более мелких единиц, биотипов, отличающихся уже по видам, разновидностям и сортам поражаемых растений. Впервые это было показано американским микологом Стекменом в 1917 г. у ржавчинных грибов [4]. Затем многочисленными работами как Стекмена и его школы, так и других авторов были изучены биотипы и у других групп (головневых, мучнеросных, пероноспоровых и др.). Особенно усердно изучались биотипы у ржавчинных грибов; у одной только специальной формы Pucc. graminis f. sp. tritici их установлено сейчас больше 150. Специально можно отметить еще обширное исследование Геймана о Peronospora parasitica, где автор на основании тщательного анализа устанавливает специализированные биологические формы, отличающиеся вместе с тем и по морфологическим признакам (по вариационным рядам размеров конидий [5].

Интересно, что кроме настоящих паразитов, где биотипы особенно распространены, они были обнаружены и у полупаразитов, как Helminthosporium, Pythium de Baryanum и многих других.

Из других более частных работ по экологии паразитных грибов следует отметить исследования по картофельному грибу (Pethybridge, Murphy, Bruin, Jones, Crosier и др.), выяснившие сапрофитную жизнь этого важного паразита картофеля, образование ооспор, условия сохранения в почве и пр. [6].

По мучнеросным грибам очень важны работы Сальмона и Гаммарлунда [7], освещающие специализацию, условия заражения и спорообразования у этих паразитов.

---

[1] Brown, Studies on physiology of parasitism, I, Ann. of, Bot., 1915. Blakman. Studies on physiology of parasitism, II, Ibidem, 1915 и ряд статей тех же и других авторов под тем же заглавием и в том же журнале.

[2] M. Word, Recent Researches on the Parasitism of Fungi. Ann. of Bot., 1905.

Gibson C., Notes on Infection Experiments with various Uredineae. New Phytologist, 1904.

[3] Eriksson J. U., Specialisierung d. Parasitismus bei den Getreiderosten, Ber. bot. Ges. 1894; Eriksson u. Henning, Die Getreideroste, 1896. Ячевский А. А., Ржавчина хлебных злаков в России, СПБ, 1909.

[4] Stakman and Pimeisel, Biologic Forms of Pucc. graminis on Cereales and Grasses. Journ. agr. Res., v. 10, 1917. Затем многочисленные работы школы Стекмена в том же направлении главным образом по ржавчинным и отчасти и по другим паразитным грибам (см. как сводную работу Stakman, Racial specialisation in plant diseases fungi отд. книгой 1926; позднее еще много работ; последняя из них имеет характер новейшей сводки: Stakman и др. Die Bestimmung d. physiolog. Rassen d. pflanzenbewohnenden Pilze, Nova Acta Leopoldiana, Bd. 3, № 13, 1935.

[5] Gäumann E., Ueber die Formen der Peronospora parasitica. Beiheft. bot. Zentralbl. I Abt., Bd. 35, 1918.

[6] См. Курсанов, История и современное состояние изучения Phytophthora infestans. Тр. секции микологии Русского Ботанического Общества, т. I, 1923.

[7] Salmon E. A., Monograph of the Erysiphaceae, Bul. Tor. bot. Club, 1900. — Hammarlund, Zur Genetik, Biologie und Physiologie einiger Erysiphaceen, Hereditas, 1925.

Особенно усердно изучалась экология ржавчинных грибов с их сложным циклом развития и разнохозяйственностью. Здесь выявился даже ряд специалистов урединологов, которые исключительно или преимущественно сосредоточились на этой группе. Из них можно указать Артюра (Arthur, J.) и Креги (Craigie) в Северной Америке, Клебана (Klebahn) и Дителя (Ditel) в Германии, Э. Фишера (Ed. Fischer) в Швейцарии и Траншеля в России.

Особенно интересны исследования Траншеля. Исходя отчасти из ранее высказанных соображений Э. Фишера (см. «правило Фишера», стр. 381), он разработал метод, по которому иногда можно заранее предвидеть смену хозяев у ржавчинных грибов, что он блестяще и выполнил впервые в 1904 г. на примере Puccinia pruni spinosae, предсказав ее генетическую связь с Aecidium punctatum на Anemone [1].

Кроме указанных выше работ по экологии паразитных грибов, было произведено также много других, освещающих различные стороны их жизни в естественной обстановке (специализация, вирулентность, ее изменения от внешних воздействий, распространение и прорастание спор, инфекция и ее условия, влияние паразита на строение, развитие и функции хозяина и др.). Здесь нет возможности разбирать специально эти главным образом американские работы, стоящие на границе между микологией и фитопатологией. Очень хорошая сводка их сделана Эд. Фишером и Гейманом в книге под заглавием Biologie der pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze (Jena, 1929).

К паразитизму близко стоит симбиоз, широко представленный у лишайников и в образовании микориз. Лишайники можно оставить здесь в стороне, так как основное положение об их дуалистической природе было вполне обосновано еще в XIX столетии (Швенденером), а позднейшие взгляды на характер сожительства в них гриба и водоросли у разных авторов весьма различны (мутуализм, паразитизм, эндосапрофитизм и т. д., см. стр. 99). Что же касается микоризы, то в изучении ее крупнейшие успехи связаны с работами Ноэль Бернара (Noel Bernard) и Бургеффа (Burgeff) об облигатной микоризе орхидных, Райнер (Rayner) о своеобразной и также облигатной микоризе вересковых и Мелина (Melin) об эктотрофной микоризе древесных пород [2].

Этими основными работами было в значительной степени выяснено строение и распространение микориз в различных группах растений, состав грибов, образующих микоризы, степень обязательности сожительства для того и другого симбионта и физиологические взаимоотношения между ними.

Что касается экологии сапрофитных грибов, то эта область привлекла сравнительно меньше внимания. Как одно из более крупных течений надо отметить изучение почвенных грибов со стороны их состава и значения в круговороте веществ в почве, а этим и в ее плодородии. Здесь можно указать, как важнейшие, исследования Гагема (Hagem), Ресселя (Russel), Пистора (Pistor) и особенно Ваксмана (Waksman) [3].

Наконец, нужно отметить еще исследования по экологии крупных преимущественно шляпных грибов, главным образом со стороны соответствия между строением их плодовых тел и распространением образующихся на них спор. Здесь имеются ценные работы Фалька (Falk), Цигеншпека (Ziegen-

---

[1] Transchel W., Ü. d. Möglichkeit die Biologie wirtswechselnden Rostpilze... voraussetzen. Trav. Soc. Nat. St. Petersburg, 1904.

Ed. Fischer, Entwicklungsgeschichtl. Untersuchungen üb. Rostpilze. Beitr. Kryptogamenfl. Schweiz, Bd. I, 1898.

[2] Noel Bernard, L'evolution dans la symbiose, Ann. sci. nat. 1902. Burgeff, Die Wurzelpilze der Orchideen, 1909; Samenkeimung der Orchideen und Entwicklung ihrer Keimpflanzen, 1936. — Rayner, Obligate Symbosis in Calluna, Ann. of. Bot., 1915; — Mycorrhyza, New Phylologiste, 1927. — Melin, Untersuchung. üb. d. Bedeutung der Baummycorryza, 1925.

[3] Hagem, Untersuchung ueber norwegische Mucorineen, Cristiania, Vid. Selsk. Skr. math. nat. kl., 1907, 1900. Russel, Microorganismes of the Soil, 1923. Pistor, Beitr. zur Kenntniss der biolog. Tätigkeit von Pilzen in Waldboden, Zbl. Bakt. 2 Abt., Bd. 80, 1930. Waksman, Principls of Soil-Microbiology, I изд. 1927, 2 изд. 1932.

speck) и др., но особенно важны обширные исследования Бёллера (Buller), который чрезвычайно глубоко разрабатывает эти вопросы как у шляпных грибов, так отчасти и у аскомицетов и др. [1].

Как особый раздел экологии грибов можно рассматривать экологию (или физиологию) их размножения, понимая ее как анализ тех внутренних и внешних причин, которые обусловливают переход мицелия от вегетативного роста к развитию органов размножения и спорообразованию. Начало этому направлению в микологии положено классическими исследованиями Клебса (Klebs), хотя отдельные указания в этом направлении можно найти и у более ранних авторов: де-Бари, Брефельда и др.

Работы Клёбса в большой своей части были произведены еще в XIX столетии, однако по своему характеру они больше относятся к новейшему периоду микологии [2]. Важнейшие данные этих работ изложены на стр. 110 и след.

В дальнейшем в том же направлении Клебса работали Кауфман (Kaufmann) по сапролегниевым, а по паразитным грибам — Иванов, Моргенталер (Morgentaler), Уотерс (Waters), Лайбах (Laibach), Килиан (Kilian), Краузе (Krause) и др. [3].

Их работы подтверждают и углубляют основное положение Клебса относительно голодания предварительно упитанного мицелия как наиболее общего фактора, вызывающего переход от вегетативного роста к размножению. При этом в работах с паразитными грибами (ржавчинные и мучнеросные) удалось выяснить, что высшие спороношения (телейтоспоры или клейстокарпии) вызываются более жесткими условиями голодания или более сильными внешними воздействиями, чем низшие конидиальные спороношения. Этим в значительной степени объясняется и нормальный ход развития паразитного гриба, который может быть извращен при соответственном изменении внешних условий (см. стр. 114).

4. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПОЛОВОЙ ФУНКЦИИ. ГОМО- И ГЕТЕРОТАЛЛИЗМ. ГИБРИДИЗАЦИЯ. ФОРМООБРАЗОВАНИЕ

Явления гетероталлизма были открыты в 1904 г. Блексли (Blakeslee) у мукоровых [4] и значительно позднее были констатированы у оомицетов, аскомицетов, головневых, гименомицетов и ржавчинных.

При дальнейшей разработке этой проблемы в микологии обнаружились явления большого принципиального значения. Так оказалось, что кроме обычного биполярного разделения полов (+ и —), какое наблюдается у мукоровых и привычно для других организмов в виде разделения на женский и мужской пол, существует еще и тетраполярное разделение (см. стр. 52 и след.). Оно было впервые подмечено Книпом в 1922 г. у гименомицета Aleurodiscus polygonis [5], а затем вскоре было констатировано как им же, так и рядом других авторов у многих других гименомицетов. Позднее такое же тетраполярное разделение полов было найдено и у некоторых головневых: Ustilago zeae,

---

[1] Buller R., Researches on Fungi, vol. I—V, 1909—1933.

[2] Klebs S., Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, 1896; Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze, I. — Sporodinia, II — Saprolegnia, III — Allgemeine Betrachtungen, Jahrbuch für wiss. Bot. Bd.32, 33, 35, 1898—1900; Ueber d. Probleme der Entwicklung, Biol. Centrabl. 24, 1904.

[3] Kauffmann C., Contributions to the Physiology of Saprolegniaceae, Ann. of Bot. 1908. — Iwanoff B., Untersuchungen über den Einfluss des Standortes auf den Entwicklungsgang... der Uredinen, Zbl f. Bakt., 2 Abt. Bd. 18, 1907.— Morgenthaler, Über die Bedingungen der Teleutosporenbildung bei den Uredineen, Zbl. f. Bakt., 2 Abt., Bd. 27, 1910. Waters, Ch. The control of teliospore and uredospore formation by experim. Methods, Phytopathol. v. 18, 1928. — Laibach, Üb. d. Bedingungen der Perithecienbildung bei den Erysiphaceen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 72, 1930.—Krause, Einfluss der Ernährung... auf Perithecien-Production einiger Hypocreaceen, Zschr. f. Parasitenkunde, 1930.

[4] Blakeslee A., Sexual Reproduction in the Mucorineae, Proc. Amer. Akad. Sci., v. 40, 1904; Zygospore germination in the Mucorineae, Ann. mycolog., v. 4, 1904.

[5] Kniep H., Über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung, Verh. phys. medicin. Gesellschaft, Würzburg, Bd. 47, 1922.

Ust. longissima [1]. Дальнейшее изучение этого своеобразного явления производилось Вандандри (Vandendris), Книпом и многими другими авторами. При этом Книп разработал стройную теорию генетической основы тетраполярной половой диференциации. Согласно ей пол определяется в этом случае не одним, а двумя генами, которые наследуются независимо друг от друга, т. е. связаны с разными хромосомами. Половая реакция при этом происходит лишь между такими гаплонтами, которые различны по обоим половым генам (см. стр. 53) [2].

Теория Книпа о половой диференциации грибов принимается большинством исследователей, хотя некоторые вносят в нее изменения в подробностях, главным образом с целью объяснить те отклонения от обычных соотношений, какие здесь иногда наблюдаются (относительная сексуальность, гомо-гетероталлизм, незаконные копуляции, см. стр. 54 и след.) [3].

Далее следует остановиться на биохимических различиях полов. Здесь весьма существенны исследования Сатиной и Блексли, которые у мукоровых показали, что протоплазма (+) мицелиев обладает большей восстановительной способностью, чем протоплазма (—) мицелиев. В соответствии с этим в первой отлагается больше таких мало окисленных продуктов, как жиры и каротиноиды [4]. Так как такие же более высокие восстановительные свойства наблюдаются у женских особей некоторых других организмов, то авторы делают отсюда вывод, что (+) мицелии мукоровых соответствуют женскому полу, а (—) мицелии — мужскому. Эти и некоторые аналогичные исследования имеют и более широкое биологическое значение, давая основание для построения теорий о биохимической основе половой диференцировки [5].

Явления гетероталлизма дали возможность произвести в некоторых случаях скрещивания между разновидностями одного вида или даже между разными видами. Такие скрещивания были получены в разных группах грибов, и изучение их потомства позволило выяснить здесь наследственную передачу не только половых признаков, но и иных свойств, отличавших родительские организмы. Примером таких исследований могут служить работы Гольдшмидта (Goldschmidt) с расами Ustilago violacea, Доджа (Dodge) с видами пиреномицета Neurospora и др. [6]. При этом констатированы не только менделевское расщепление, но и появление новых свойств как морфологических, так и физиологических, которые не были выявлены у родителей. Эти исследования экспериментально полученных гибридов у грибов имеют большую принципиальную важность, так как в ряде случаев дают ключ для понимания происхождения новых форм. Между прочим некоторыми американскими исследователями уже получены таким путем новые биотипы у ржавчинных и головневых грибов [7].

---

[1] Bauch R., Über die multipolare Sexualität von Ustilago longissima. Arch. Protistenk., Bd. 70, 1930.

[2] Hanna, Studies in the Physiology and Cytology of Ustilago zeae. Phytoppathol., v. 19, 1929.

Kniep H., Vererbungserscheinungen bei den Pilzen, Bibliogr. genetica, v. 1929.

Vandendris R., La tetrapolarité sexuelle chez Coprinus. Bull. Soc bot. Belg., v. 58, 1926.

[3] Hartmann M., Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes bei den Protisten und Thallophyten. Handb. d. Vererb. Wissenschaft, Lief. 9, 1929.

Kniep H. Die multipolare Sexualität der Hymenomyceten und deren Deutung durch Hartmann. Zschr. f Bot., Bd. 29, 1930.

[4] Satina and Blakeslee, Studies on biochem. differences between (+) and (—) sexes in Mucors, Proc. Nat. Amer. Acad. Sci., v. 12, 1926; — Further studies on biochem. differences between sexes in plants, Ibidem, v. 13, 1926.

[5] Joyet Lavergne, La Physico-chimie de la Sexualité. Protoplasma-monographien 19.

[6] Goldschmidt, Vererbungsversuche mit biolog. Arten von Antherenbrandes, Ztschr. f. Bot., Bd., 21, 1928.

Dodge R., Production on fertile hybrids... in...Neurospora, Journ. agr. res., v. 36, 1928.

[7] Stakman and Levine, Scient. Agric., v. 10, (707—720), 1930. — Newton and Yonson, Ibidem, стр. 721—731.

Наряду с этим и, повидимому, чаще новые формы возникают и без гибридизации в результате внезапного скачкового изменения, т. е. мутации или сальтации (стр. 79). Частота этих сальтаций значительно усиливается под влиянием внешних воздействий: температуры, ультрафиолетовых лучей, рентгеновских лучей и лучей радия [1].

Многочисленные исследования по физиологии и биохимии грибов могут быть здесь оставлены в стороне. В большинстве случаев они исходили из того или иного физиологического процесса, самый же гриб, большей частью из обычных плесеней или дрожжей, служил только удобным объектом для эксперимента. Поэтому при всей важности этих исследований, они больше относятся к физиологии растений или микробиологии, чем к микологии.

Глава четвертая

РАЗВИТИЕ МИКОЛОГИИ В РОССИИ И СССР

История микологии в России обнаруживает в общем те же этапы, как и на Западе, хотя с некоторым отставанием и той особенностью, что относительно большее значение имела и имеет у нас флористика. Последнее понятно ввиду огромных размеров и малой изученности нашей страны. Даже фитопатология в СССР еще в очень большой степени занята выявленим разнообразия болезней растений, а для этого прежде всего ей нужны списки паразитных грибов. Поэтому преобладающее большинство наших микологов и фитопатологов отдавало известную дань изучению грибной флоры, даже если основная область их исследований стояла далеко от этого.

В XVIII и начале XIX столетий у нас даже и по флористике были только отрывочные данные, принадлежавшие иностранцам — путешественникам или иностранцам, служившим в России. Среди них особо следует отметить Вейнмана, садовода по основной профессии, который, пользуясь своими сборами и отчасти сборами других лиц, составил на латинском языке обширный труд «О гимено- и гастеромицетах, наблюдавшихся в Российской империи» (1836 г.). В нем содержится около 1200 видов и из них до сотни новых, установленных автором.

Начало онтогенетическому направлению в русской микологии было положено в Петербурге М. С. Ворониным, ближайшим учеником и прямым продолжателем де-Бари. Выше уже упомянуты его важнейшие работы (стр. 435). Прямым учеником в микологии и продолжателем Воронина был С. Г. Навашин с его работами о склеротинии на семенах березы и о цитологии возбудителя капустной килы [2].

Большое значение для развития русской микологии имел также И. П. Бородин, давший в своем известном «Кратком очерке микологии» (1897) превосходное изложение основ этой науки на онтогенетическом базисе. На этой книге воспитывалось затем много молодых русских микологов.

В Петербурге же в 90-х годах XIX в. образовался другой микологический центр, связанный с криптогамической лабораторией университета, руководимой профессором Гоби. Сам Гоби мало работал по микологии, будучи больше альгологом и протистологом, но общий интерес его к низшим растениям и читаемые им курсы пробуждали интерес к грибам у многих слушателей Петербургского университета того времени. Вероятно, не меньшее значение в этом отношении имело и личное общение их с Ворониным, который, официально не

---

[1] Stevens, Cbl. f. Bakt. 82, Mycologia, v. 23, 1931, и др. — Dickson, Ann. of. Bot., v. 46, 1932.

[2] Навашин С. Г., Склеротиния березы, СПБ, 1893.

Nawaschin S., Beobachtungen üb. Plasmodiophora brassicae. Flora, Bd. 86, 1899.

занимая кафедры, был тем не менее одной из центральных фигур в ботаническом мире тогдашнего Петербурга.

Из сформировавшихся в это время исследователей, работавших затем по микологии, можно указать Траншеля, Комарова, Сербинова, Декенбаха.

В. А. Траншёль, всецело посвятивший себя микологии, дал много флористических работ, но особенно сосредоточился на систематике и биологии ржавчинных грибов, где считается одним из крупнейших современных авторитетов. О методе его предсказаний упомянуто выше (стр. 381).

В. Л. Комаров, будучи в основном ботанико-географом и систематиком высших растений, попутно в своих экспедициях производил также исследования по географии и флористике грибов, особенно в Восточной и Средней Азии. Вместе с Ячевским и Траншелем он издавал микологический гербарий.

И. Л. Сербинов много работал в последние годы жизни по фитопатологии, но особенно важна его морфолого-систематическая монография по хитридиевым грибам (Ботанич. записки, 1907), являющаяся и до сих пор едва ли не наиболее крупным исследованием в этой группе. Между прочим в ней он впервые со всей четкостью подчеркивает коренные различия между миксохитридиевыми и микохитридиевыми и утверждает, что эти две группы организмов имеют разное происхождение. Как известно, такие представления разделяются многими и в настоящее время (напр. Gäumann, Vergl. Morphologie der Pilze, 1926).

К. Н. Декенбах занимался преимущественно фитопатологией в Крыму, где, между прочим, впервые в СССР открыл сумчатую стадию у Uncinula necator на винограде. Из его более ранних микологических работ можно отметить исследование Coenomyces, нового открытого им паразита на водорослях. По наличию, с одной стороны, зооспор, а с другой — членистого мицелия этот гриб совмещает признаки низших и высших грибов и должен быть, по мнению автора, выделен в особую группу Coenomycetes, равнозначную Phycomycetes и Eumycetes. Это предложение нужно признать увлечением, так как Coenomyces несомненно относится к фикомицетам, среди которых и кроме него есть представители с членистым мицелием.

Из представителей более молодого поколения той же школы Петербургского университета можно назвать Бессонова, Воронихина и Каракулина. Бессонову принадлежит исследование о Sphaerotheca, где в изучении онтогенеза применен цитологический метод, вообще мало распространенный среди петербургских микологов. Представляют большой интерес и его исследования об условиях образования плодовых тел у Aspergillaceae, где он устанавливает большое значение для этого высоких концентраций сахара в среде. Н. Н. Воронихин работал сначала по изучению клеточных включений у грибов (характеристика метахроматических телец в клетке), а затем главным образом по систематике и флористике. В частности, он исследовал микологическую флору Закавказья и дал ценную монографию о грибах, вызывающих чернь на листьях. Им же написано первое руководство по фитопатологии для Закавказья, построенное как микологический справочник для этой области. Каракулин работает по систематике главным образом несовершенных грибов.

Наконец, в Петербурге протекала долголетняя и разносторонняя деятельность А. А. Ячевского. Лично он опубликовал несколько сот статей и работ по систематике и флористике грибов, а также по фитопатологии и среди них большое число крупных сводок и монографий. Из них специально следует отметить книгу «Ржавчина хлебных злаков в России» 1907 г., где учение Эрикссона (см. стр. 449) о специальных формах впервые переносится на русскую почву и расширяется рядом новых наблюдений автора. Еще более важна научно-организационная деятельность Ячевского. Через созданные им Центральную фитопатологическую станцию (с 1902 г.), а затем Бюро по микологии (с 1907 г.), переименованное впоследствии в Микологическую лабораторию его имени, прошло очень большое число сотрудников и практикантов, прибывавших туда из разных районов и получавших там свое микологическое и фитопатологическое «крещение».

Основное направление лабораторий Ячевского было систематическим и

флористическим, и подготовленные в них сотрудники, разъезжаясь затем, главным образом по сети фитопатологических учреждений, развозили его по всей стране.

Из отдельных исследователей, сформировавшихся под преимущественным влиянием Ячевского, можно указать Наумова, Ванина, Лебедеву, Лобика, Райло, Самуцевич. Из них Н. А. Наумов специально изучал мукоровых, грибов возбудителей «пьяного хлеба» (еще раньше изучавшихся Ворониным), и дал ряд ценных фитопатологических работ (биология возбудителя килы капусты и др.). Ванин специализировался по лесной фитопатологии и грибам — разрушителям древесины. Лебедева работает главным образом по систематике гименомицетов, Лобик — по микофлоре Северного Кавказа и биологии головневых. Райло и Самуцевич дали работы по почвенной микофлоре и систематике рода фузариум.

Обширные материалы по микофлоре, получаемые лабораторией Ячевского отовсюду, дали ему возможность составить определитель грибов, основанный в значительной степени на русских сборах. Второе двухтомное издание этого определителя послужило основным пособием для дальнейших работ многочисленных русских микологов и фитопатологов. Задуманное третье, расширенное, издание (в 7 томах), к сожалению, остановилось на первом томе (фикомицеты) из-за смерти А. А. Ячевского. Кроме того, Ячевским выпущены ценные систематические монографии по миксомицетам и пероноспоровым и специальные подробно разработанные определители по голосумчатым и мучнеросным.

Также в Ленинграде протекает деятельность Бондарцева, работающего главным образом по фитопатологии (с систематическим уклоном) и по систематике трутовиков.

В общем следует сказать, что Ленинград был и остается основным у нас микологическим центром с преобладающим в нем систематическим и флористическим направлением.

В Москве микология представлена значительно слабее в количественном отношении и в отличие от Ленинграда имеет более выраженное онтогенетическое направление. Еще в 1867 г. здесь вышло обширное исследование Фишера фон Вальдгейма под названием «Биология и история развития головневых». Эта работа, послужившая докторской диссертацией автора, выполнена в основном под руководством де-Бари и содержит много ценных данных как по истории развития, так и по биологии головневых.

Затем последовал довольно значительный перерыв, отчасти заполненный немногими и небольшими флористическими списками, и лишь с 90-х годов XIX столетия возобновляется более или менее постоянная микологическая работа. Здесь следует отметить С. И. Ростовцева, профессора Московского сельскохозяйственного института, где в то время, впервые в России, он организовал курс фитопатологии. В связи с запросами этого курса Ростовцев и сам занялся паразитными грибами и дал несколько работ по мучнеросным, спорынье и пероноспоровым, в основном с фитопатологическим уклоном. Ему же принадлежит первое у нас оригинальное руководство по фитопатологии, составленное на микологической основе (1-е изд. 1899 г. под названием «Патология растений»). Приблизительно в то же время начал работать в Москве Бухгольц, бывший позднее профессором в Риге. Он выпустил сначала несколько солидных флористических списков, а затем две ценные монографии о подземных грибах (1902 и 1911 гг.). В них ясно выступает онтогенетическое направление, а во второй монографии, об Endogone, применен также и цитологический метод. С 1906 г. начал работать по микологии Курсанов, главным образом по ржавчинным грибам. О характере этих работ сказано выше (стр. 445). В том же онтогенетическом и цитологическом направлении работают его ученики: Комарницкий (развитие сумки), Флеров (цитология и культура головневых), Сатина (история развития аскомицетов). Нужно упомянуть также Бухгейма, работающего по биологии мучнеросных и ржавчинных грибов и по фитопатологии.

В Харькове следует отметить работы Потебни, который, начиная

с конца XIX столетия и до 1915 г., опубликовал ряд работ по систематике и флоре грибов и особенно ценные исследования по несовершенным грибам и их связи с аскомицетами. В Харькове же работает ученик Потебни, Страхов, главным образом по фитопатологии и биологии головневых.

В Казани, начиная с 70-х годов и до конца XIX столетия, микологией занимался Сорокин. Подобно Воронину он был одним из пионеров онтогенетического направления, однако исходил в основном более из методов Тюляна, чем де-Бари. Вместе с тем он нередко был мало критическим в своих работах, смешивая воедино разные организмы, т. е. допуская извращение тюляновского плеоморфизма, о котором было сказано выше (стр. 427). Сорокину также принадлежит несколько сводок: во-первых, четырехтомная сводка о растительных паразитах человека и животных (1882—88) и, во-вторых, морфология споровых растений (1901), где грибам отведено преобладающее место. Эти сводки, особенно вторая, даже и для своего времени были довольно устаревшими, однако мы находим в них все-таки первые русские руководства по микологии. Также впервые в России Сорокин начал университетское преподавание микологии.

Для советского периода микологии характерно в общем увеличивающееся влияние на нее фитопатологии и хозяйственных запросов. Численно возросшие кадры фитопатологов часто, как и раньше, работают также и по микологии, давая обыкновенно местные флористические списки. Однако их накопление приближает уже к возможности составления общей микологической флоры СССР или хотя бы РСФСР, аналогичной тем флорам, какие имеются уже во многих странах Западной Европы и Северной Америки и служат там важным условием успеха дальнейшей микологической и фитопатологической работы. Такая флора по существу была уже начата у нас Ячевским в виде третьего расширенного издания его определителя, но остановилась в 1931 г. на первом томе из-за смерти автора. Для успешного продолжения этого важного дела большое значение должны иметь монографические обработки систематики отдельных, особенно важных, групп грибов (трутовики, головневые, ржавчинные), какие у нас производятся разными авторами. Как пример их можно привести недавно опубликованную монографию Траншеля: Обзор ржавчинных грибов СССР, 1939 г.

Кроме накопления флористических материалов, в работах фитопатологов содержатся нередко также интересные данные по биологическим свойствам тех или других паразитных грибов. Они, конечно, представляют интерес и используются также и микологией. Однако здесь нет возможности специально разбирать эти очень многочисленные, по большей части мелкие работы.

С другой стороны, углубление фитопатологической работы, которое сейчас наблюдается и у нас, вместе с тем способствует и углублению микологии, особенно в направлении биологического изучения грибов. Это можно пояснить на примере одного из актуальнейших вопросов современной фитопатологии — об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям. Он может разрабатываться в двух основных направлениях. Во-первых, выявлением естественных стойких рас и их искусственной селекцией. В свою очередь это явление естественной стойкости неразрывно связано со специализацией паразитов. Поэтому под влиянием прямых запросов фитопатологии микология в последнее время и сделала как раз наиболее крупные успехи по выявлению многочисленных биотипов и их специализации. Фитопатология потребовала также ответа на вопрос о происхождении таких биотипов и возможностях их новообразования. В результате мы имеем такие блестящие достижения микологии, как открытие половой функции спермациев у ржавчинных и успешные опыты гибридизации разных биотипов их.

Нужно сказать, что такого рода микологические исследования сосредоточены сейчас преимущественно в Северной Америке и у нас почти не ведутся. Однако отсюда нужно сделать только тот вывод, что такое отставание нашей микологии должно быть изжито, ибо фитопатология ждет от нее освещения

состава именно тех биотипов, которые существуют в нашей стране и имеют поэтому для нас прямое значение при отборе на иммунитет.

Другой путь изучения иммунитета идет через более углубленный анализ болезненного процесса, вызываемого паразитом у растения, что в свою очередь слагается из изучения биологических и физиологических свойств паразита, реакции растения на его внедрение и влияние на это условий среды. Зная с этой стороны ход болезненного процесса, можно надеяться подойти и к управлению им, т. е. к действительному лечению или чаще к подбору таких растений, на которых болезнь будет мало вредоносной или даже совсем отсутствовать.

Такого рода исследования мы имеем, например, у Сухорукова (К физиологии иммунитета, А. Н. 1937 г.). В них можно видеть хороший пример объединения микологии и фитопатологии, какое было начато еще в последних работах де-Бари. При этом в настоящее время объединение происходит, конечно, на более высоком уровне физиологического и биохимического изучения явлений. По нашему мнению, этот уровень можно еще поднять, если учитывать также эволюцию гриба в его приспособлении к паразитной жизни. С этой точки зрения кажется актуальным для современной микологии в ее связях с фитопатологией изучение эволюции паразитизма как физиологического явления.

Из других хозяйственно важных сторон советской микологии нужно остановиться еще на изучении древоразрушающих грибов. Это дело очень расширилось у нас в последнее время, что стоит в связи с усиленным строительством и большими грибными повреждениями, от которого оно страдает. В Ленинграде, Москве и некоторых других городах создан даже ряд лабораторий и институтов, разрабатывающих эти вопросы. В Ленинграде этим делом особенно занимается Ванин, выпустивший также несколько ценных руководств по древоразрушающим грибам, в Москве в этом направлении работает Миллер, произведший ценное исследование по физиологии мерулиуса и самоувлажнению древесины в процессе ее разрушения. Флеров разрабатывает главным образом вопросы антисептиков в связи с железнодорожным делом, Слудский работает по гражданским сооружениям, Курсанов — в связи с авиастроительством.

Наконец, нужно указать на изучение съедобных грибов как со стороны выявления их естественных запасов, так и со стороны разведения. В Ленинграде этими вопросами занимается Лебедева, а также Частухин, сделавший важную работу по физиологии питания некоторых шляпных грибов и давший этим более точную базу для их дальнейшей культуры. В Москве Клюшникова занимается методикой культуры шампиньона и вопросами о расах этого основного культурного гриба и их происхождении.

Вопросы биохимии и чистой физиологии грибов, так же как и в общей части исторического очерка, должны быть оставлены здесь в стороне.

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ И ТЕРМИНОВ.

(Страницы, на которых помещены рисунки, отмечены звездочкой, а на которых находится более подробное описание, обозначены курсивом).

Аврикуляриевые грибы 49, *346*, 350, 385, 434
Автобазидия 316
Автобазидиомицеты 168
Автогамия 286
Автомиксис 43
Агглютинация 90
Агрегатный плазмодий 414
Азиготы 38, 215*, 216, 223, 226
Азотистое питание 68
Азотистая подкормка 140
Азурин 81
Акропетальные цепочки конидий 32, 33*
Акропетальное ветвление 24*
Акроспоровый 310, 320
Активное отбрасывание спор *119*, 121*, 232 266
Активные (полярные) группы 83
Актиномикоз 407*
Актиномицеты 147, 405
Алкалоиды 62, 80
Алкогольное брожение 220, 245, см. спиртовое брожение 71
Аллеломорфы 53
Амброзия 108*
Амилазы 65, 66
Амилоид 62
Амины 61
Аминокислоты 61, 68
Амитоз 18
Аммонификация 406
Анастомозы 10, *19*, 25, 26*, 46, 57, 312
Анаэробы 77
Андрогинные формы 197
Ангиокарпные плодовые тела *316*, 337, 348
Анейрин 73, 74
Анемохория 117
Анизогамия 36, 38*, 39*
Антагонизм 75
Антеридии 37*, 40*, 44, 193*, 233, 251, 254*, 259
Антеры 424
Антракноз 402, 403
Апогамия 10, 36, *43*, 44, 45*, 241, 307, 432, 445, 446
Апомиксис 43
Апотеции *235**, 289*, 290*, 291*, 293*, 295*, 297*, 298
Апофиза 183, 181*
Аппендиксы 283
Аппрессории 89*, 91, 92*, 258*
Арбускули 101, 102*
Аргинин 61
Архикарп *40*, 44*, 232, 252*, 254*, 266, 268*, 273, 274*, 285*, 290*
Архимицеты 167, 171, 189
Аск 6
Аскогон *40**, 252, 422, 432
Аскогенные гифы 7, 39, 40*, 230, 251, 290*
Аскокарп 7*, 8, *42*, 235
Аскомицеты 121, 168, *229*
Аскорбиновая кислота 74
Аскоспоры 6, 7, *41**, 46, 124*, 127, 231*, 242*, 243*, 244*, *251*, 252*, 253*
Астериноидный мицелий *263*, 276, 281, 282
Ауксины 73
Базальные клетки 367, 368*
Базидиокарп 8*
Базидиомицеты 45, 64, *168*, 390
Базидиоспоры 6, 8, 45*, 46, 127, 307, 308*, 309*, 310*
Базидия 6, 8, *45**, 46, 116, 167, *307*, *308** 309*, 310*, 311, 319, 339*, 340*, 347*, 349*, 352*
Базипетальные цепочки конидий *32*, 33*, 252
Белая гниль винограда 405
Белая ржавчина 210
Белый гриб 61, *149*
Белый трюфель 149
Белки и азотистые основания 61, 68
Белковые кристаллы 16
Бесполые плодовые тела 223
Бесполое размножение 29
Бетаин 62
Биологический вид 375, 389
Биологические расы 95, 248, 375
Биос 72, 73, 74, 106, 132
Биотин 73
Биотипы 58, 95, 258, 357, *374—376*, 380, 389, 449, 456
Биполярный гетероталлизм *275*, 374, 401, 446
Биполярное разделение полов 52, 53, 374, 451
Бластомикозы 87, 245
Бледная поганка 152
Блекменовское переползание *367*, 373
Бордосская жидкость 81, 209
Боровик 149
Брахимейозис 44, 444
Бродильные ферменты 65, 66
Брожения 71, 220, 245
Булавница 149
Бурая ржавчина пшеницы 389
Бурая ржавчина ржи 389
Бургундская жидкость 81
Валуй 151
Вакуоли грибов 13, 15*
Вегетативное прорастание спор 129
Вегетативное размножение у грибов 29, 242*
Ведьмины кольца 144*
Ведьмины метлы 246, 364
Вилт 400, 402
Винная кислота 67
Витамин В 73
Витамины 72, 74, 150
Влажная камера 405 (см. камера Ван-Тигема 158)
Внутриклетные паразиты 88, 180
Внутренняя фрагмобазидия 370, 387
Водные грибы 75, *138*
Водоносные элементы 22
Воздушные гифы 405, 407*
Воздушный мицелий 24
Волнушка 149
Волютин 14
Вольва 344, 345

Вонючая головня 360
Воронинская гифа 233, 294, 298, 301, 436
Воск 68
Вторичные конидии 311, 347*
Вторичный мицелий 46
Вторичные половые признаки 51
Вторичные эцидии 365, 384
Высшие грибы 36

Гадромазы 65, 66
Галлы 359*
Гаметангии 36, 37*, 192*
Гаметангиогамия 204
Гаметогамия 204
Гаплоидная фаза *9*, *10*, 11*, 44, 243, 249, 295*, 307, 353, 371, 446
Гаплоидный мицелий 10, 312, 364
Гаплоидный партеногенез 198
Гастеромицеты 49, 121, 133, 169, *338*
Гарперовское слияние 45, 443
Гаустории 26*, 89*, 210*, 258*, 364*
Гельвелловая кислота 63, 153
Гематоксилин Делафильда 164
Гематоксилин Эрлиха 164
Гемиангиокарпные плодовые тела *289*, 294, 316, 321, 330, 337
Гемицеллюлоза 63
Геммы 30, 196, 206, 226
Гемолизины 152
Геннеберга среда 155
Геоморфизм 122*
Гермизан 82
Гетереция 270
Гетероауксин 73
Гетеробазидиомицеты 393
Гетеробазидия 309, 350
Гетерогамия 38*
Гетерогамная зигогамия 240, 241
Гетерогомоталлизм 54, 56
Гетерокариотический мицелий 48*, 49, 50, 216
Гетероталлизм *48**, 133, 198, 202, 208, 215, 312, 353, 357, 373, 380, 410, 445, 451
Гетероталлизма гипотезы — Гартмана 54
— — гормонального действия 55
— — Книпа 53
— — факторов самостерильности 55
Гибридизация *50*, 58, 357, 374, 452
Гибридные формы 50, 51, 375
Гидролизующие ферменты 65
Гидротаксис 409
Гидрохория 117
Гимений 122*, *169*, 235, 289*, 191, 292, 319, 320, 321
Гименомицеты 49, 121, 140, 169, 312, *322*, 346
Гименофор 116, 122, *321*
Гимнокарпные плодовые тела 289, 294, 316, 321, 337, 348
Гипертрофия тканей 210, 247, 364, 386*
Гипобазидия 309, 385, 393
Гипогинные антеридии 194
Гипотеций 290*, 299
Гистидин 61
Гифа 5
Гифомицеты 408
Глеба 121, 338, 343
Глеоцистиды *321*, 350
Гликоген 15, 62
Глюкоза 63
Гнездовка 343*
Гниль древесины 139, 331
Головневые грибы 29, 49, 62, 142, 315, *351*, 294
Головневые споры 30, *351*, 360
Головня 315
Гологамия 36
Гомоталлизм *48**, 216, 232, 312, 374, 451
Гомогетероталлизм 452
Гоноплазма 203
Гонотоконт 230
Гормональное действие 45
Гормоны 72
Гриб-зонтик 148, 149
Грибная клетчатка 63
Грибница 5
Грибной сад 108
Грибные годы 151
Грибные слизи 13
Грибы-водоросли 165
Грибы ксерофиты 77
Грибы, паразитирующие на грибах 97
— — на животных 86
Грибы-цветы 345*
Груздь 63, 149, 151, 333, 334
Гуанидин 61

Данжаровское слияние 45
Движение протоплазмы 14*
Двойной перидий 342
Двуядерные клетки 16
Деление клетки 19
Деление ядер 17*, 18*, 19*
Деструктивная гниль 66, 139, 328
Дизъюнкторы 119, 299*, *300*
Дикарион *10*, *18*, 40*, 44, 233, 235, 268*, 307, 371
Дикариофит *10*, 36, 41, 45, 46, 444
Диклинные формы 197
Динитрофенол 82
Диплоидизация мицелия 56*, 311, 312*, 314*, 374
Диплоидная фаза 9, 10, 44, 11*, 249, 295, 307, 312
Диплоидное ядро 9
Диплоидный мицелий *10*, 46, 312, 364
Дискомицеты *289*, 304, 306
Диссимиляция у грибов 70
Диференцированная окраска 161
Диференцировка гиф 25
Диффузное поражение 354, 358, 376
Диффузный мицелий *90*, 208, 354, 364, 376
Диффузный паразитизм 377
Дихотомическое ветвление 208
Дождевик 5, 149, *341**
Домовый гриб 23, 27, *328**
Древесные грибы 139
Древоточцы 108
Дрожалковые грибы 49, 140, *348**, 350, 437
Дрожжевидные организмы 71, 244, 395
Дрожжи 17, 39*, 29, 61, 71, 73, 75, 77, *242—244*
Дульцит 67
Дутые плоды 247

Ежовик 149
Ежовиковые 325
Естественные среды 156

Жидкость Роллена 80
Железогематоксилин Гейденгайна 164
Железный купорос 81
Желтая окраска древесины 140
Желтая ржавчина 389
Жировые дрожжи 63
Жиры 15, *63*

Зародышевый конидиеносец 170

Зародышевый спорангий 7, *36*, 38*, 51, 170, 218, 240, 392
Зачаточный перидий 351
Зеленая окраска древесины 140
Зигогамия 38*, 215*, 216
Зигомицеты 167, 190, *214*, 392
Зигоспоры 6*, 7, 129
Зигота 9, 39, 126, 129
Зимазы 66
Зимующий мицелий 247
Злая роса 131
Злые корчи 271
Зола грибов 61
Зольное питание 70
Зооспорангий 31*, 182*, 193*
Зооспоры 30, 31*, 117, 409*
Зоохория 117, 118

Известковые почвы 138
Изогамия 38*
Изолихенин 13, 62
Иммунитет 456
Инвертазы 65, 66
Индивидуальное развитие 11
Интеркалярная зона роста (у шляпных грибов) 322
Инфекции односпоровые 373, 381
Истинные паразиты 87
Истинные сапрофиты 87
Иудино ухо 347*

Кавказский трюфель 149
Казарка 118
Каллеза 13, 217
Камера Ван-Тигема 158
Каменная (известковая) детка 240
Камеры *338*, *340*, 343
Капиллиций 119, *339*, 411
Карбогидразы 65
Кармашки 248
Кариогамия 10, 40, 41, 44
Карликовая ржавчина ячменя 389
Каротиноиды 452
Карпогенная клетка *283*, 285*
Кассеты Клебана 380
Каталазы 65
Кератин 68
Кила капусты *177*, 178*, 180
Кислородное дыхание 70
Кислотообразование 68, 71
Кистевик 33
Кишечные паразиты 224, 225
Клейстокарпии 235*, 250, 258, 260*, 261*
Клетка-ножка 308*
Клеточный сок 14
Колбовидная головня 360
Коллоидальная сера 81
Колонка 217*
Колосники 151
Кольцо верхнее 333
Кольцо нижнее 333
Конвекционные токи 118
Конвергенция 211, 303, 319
Конидии 6, 30, 32*, 117, 124, 256*, 315
Конидиальные фикомицеты 168
Конидиеносцы *6*, *7**, 9*, 31, 33*, 166, 207, 252*, 253*, 254*
Конъюгированное деление 40*
Копрофильные грибы 78, 118, *141*, 273
Копуляционное ядро 9
Копуляционная клетка 39
Коремия *33*, 34*, 254*, 395, 401
Короеды 108
Корончатая ржавчина овса 389
Корнутин 62, 153, 271
Коррозионная гниль 66, 139
Крахмал 62
Краснина 329
Красная гниль 329
Креозотовое масло 82
Кристменовское слияние 367, 368*, 373
Кроющий слой 291
Кроющая ткань 20, 21
Крученая культура 158
Крючки у сумчатых грибов *40**, 41*, 230, 314
Ксантин 61
Ксилохлориновая кислота 64
Ксилоэритриновая кислота 64
Куропатка 325
Курчавость листьев 246, 247
Кутинизация 13, 126

Лакуны 344
Лейцин 61
Летняя циста 174*
Лецитин 63
Лигнин 13
Лигнино-протеиновый комплекс 105
Лизис 75
Лимонно-кислое брожение 71
Лимонная кислота 63, 68
Линейная ржавчина 389
Липазы 66
Липоиды 15
Липофанерос 15
Липохромы 64, 363
Лисичка 61, 149, 324
Лиственничный трутовик 417
Лишайники 99, 230, 233
Ложе 28, *34**, 292, 395, 401, 402
Ложный плазмодий 414
Ложный серый опенок 151, 153
Ложная ткань 20
Лучистые грибы 405
Лучи Рентгена 79
Люцифераза 72
Люциферин 72

Мадурская нога 407
Макроконидии 401*, *402*
Макрофиты 143
Мальцэкстракт 155
Манжетка 332*, *333*
Манитоба 134
Маннит 63, 67
Масленок 21, 104, 143, 149
Материнская клетка базидии 308*
Материнские клетки эцидиоспор 367, 368*
Медный купорос 82
Медянка 403
Межклетные паразиты 88
Мейозис 17, 444
Меланины 64
Мелкие виды 94
Местный мицелий 90, 364
Местный паразитизм 377
Меристема 20
Метацеллюлоза 13
Метахромазия 15
Метахромозомы 17
Метахроматин 14
Метиловый спирт 68
Метод выявления биотипов 375
Метод «сухой иглы» *158*, 380
— Траншеля 381, 382
Методы инфекции 159
Методы искусственного заражения 380

Механическая ткань 20, *21*, 22
Микоатропин 152
Микогеография 133
Микоза 63
Микоплазма *90*, 379
Микориза 74, *100*, 102*, 103*, 104*, 105*
Микоризообразователи 143
Микохитридиевые 188
Микробиологический анализ почв 406
Микроконидии 401*, 402
Микроманипулятор 381
Микроспория 87
Миксамебы 410
Миксомицеты 179, 181, *409*, 410
Миксохитридиевые *172*, 180
Милдью 209
Мицетомы 108
Мицелиальные пленки 28
Мицелиальные тяжи 27*
Мицелий 5, 23
Млечные гифы 16
Млечный сок 64
Млечные трубки 22*, *23*
Множественная кариогамия 216, 240, 249
Множественное оплодотворение 38*, 43
Многоклетные споры 124*
Многоклеточный мицелий 5, 23, 90
Многолетний мицелий 90
Модификации 58
Молочница детей 87
Моноподиальное ветвление 208
Монофаги 67
Монофагия 94
Монофилетизм грибов 165, 166, 228
Морфогенные раздражения 111
Морфолого-биологические виды *94*, 209, 210
Мочевина 62
Мукоровые грибы 66, 67, 135, 147, *214*, 433
Муравьи 108
Муральные конидии 397
Мускардина 272
Мускарин *62*, 152
Муссерон 149
Мутуализм 99
Мутация 56, 58, 375, 453
Мучнеросные грибы 358
Мучнистая роса 258
Мухомор 151, *152*

Навозные грибы 151
Наземные макрофиты 143
Наземные плодовые тела 338
Наружные вены 302*
Насасывающая клетка 98
Настоящий опенок 151
Незаконные копуляции 56, 452
Нейрин 62, 152
Нейтральный мицелий 215
Неклеточный мицелий 6, 23, 167/214, 223
Неполные спороношения 365, 445
Неполные формы 371
Несовершенные грибы 170, *394*
Нечленистый мицелий 5, 6, 23
Низшие грибы 36
Нитраты 68, 69
Нитриты 68, 69

Облигатные паразиты 87, 201, 208, 376
Обоеполость 48
Оболочка клетки 12, 13
Обязательные микоризообразователи 327, 330
Одноклеточный мицелий 5, 6
Односпоровые гаплоидные инфекции 374
Односпоровые культуры 157
Однохозяйственность 382
Одноядерные клетки 16
Оидии 29*, *30*, 35, 215, 241, 251, 315
Окислительно-восстановительные ферменты 65
Окраска микротомных срезов 164
Окраски по Граму 407
Оксалат кальция 16
Оксикислоты 67
Оксиредуктазы 66
Онтогенез 11
Оогамия 36
Оогонии 36, 37*, 193*
Оомицеты 167, 181, 189, *190*
Ооспоры 6, 37*, 126
Опенок 20, 21, 27*, 71, 107, 140, 149, 151, 152, 315
Оплодотворяющие отростки 37*
Органические кислоты 63
Орхидные 101, 106
Относительная сексуальность *54*, 453

Палеонтология грибов 166
Палисадные клетки 368*
Палочковая структура 126
Парагинные антеридии 208
Паразиты 84
— животных 220
— мукоровых грибов 222
— насекомых 225
— ослабленных растений 93
— ран 92, 159
— ржавчинных грибов 400, 401, 405
Паразитизм 84, *86*, 261, 355, 376
Параплектенхима 20*, 235
Парафизы 235, 265, 289*, 302, 319, 332
Парафин 68
Партеногенетическое развитие 198
Партеноспоры 38, 198
Парша 87, 276
Пассивное отпадение спор 118
Педогамия 242, *243*
Пектиназы 65
Пектиновые вещества 214
Пептоны 68
Первичная одноядерность 127
Первично-сумчатые 238
Первичный мицелий 45
Первичные Uredinales 384
Перидиоли *342*, 343*
Перидий *145*, 255, 299, 302*, 305, 338, 340, 376, 411, 426
Период покоя 128
Периплазма 37, 199, 200, 203
Перитеций 20, *235**, 265, 268*, 276*, 277*, 278*, 279*, 280*, 281*, 283*, 305
Перитрофная микориза 106
Пероноспоровые 205
Печерица 149
Пещеристое тело 340
Пивное сусло 115
Пивные дрожжи 112
Пигменты грибов 13, *64*
Пикниды 20, *34**, 35, 278, 279*, 292, 298*, 364, 395
Пикноспоры 34, 118, 127, 278, 366
Пикроформол 163
Пионноты 402
Пиреномицеты 120, 232, *265*, 286, 305
Питательные среды 154, 155
Плазмогамия 10, 41, 44

Плазмодесмы 19*
Плазмодий 177, 409*
Планогаметы 36
Планозиготы *173**, 172*, 174*, 175*
Пластиды 14
Пластин 412
Пластинниковые 331
Плевроспоровая базидия 310*
Плектенхима 20, 302
Плеоморфизм 8, 236, 426, 430
Плесневые грибы 220
Плесени 398
Плодовые тела 7*, 8, *235*, 252*, 256*, 264*, 274*, 295*, 340*, 345*
Плодожорка 118
Плодущие клетки 368
Плодущая ткань 367*
Плюриворные паразиты 209
Поверхностно активные вещества 132
Повторные эцидии 365, 384
Подберезовик 61, 105, 143, 149, 151
Поддубовик 149, 153
Подвески 216
Подвижное равновесие 99
Подземные макрофиты 143, 145
Подземные плодовые тела 338
Подосиновик 143, 149, 151
Показательные организмы 199
Покоящиеся спорангии 171, 172*, 173, 184
Покоящиеся споры 6, 9, 127, *128*, 159
Покоящиеся цисты 175
Покрывало 321
Покрывало общее 321, 332*
Покрывало частное 321, 332*
Полиморфизм 8
Полинодий 432
Полисахариды 62
Полифаги 67, 94
Полифагия 94, 377
Полифилетизм 166, 211, 228
Поллинарии 424
Половое воспроизведение 36, 37*, 40*, 42
Половой диморфизм 240
Половые органы грибов 42
Половая функция спермациев 233, 266, 285* 288, 373
Полупаразиты 221, 222
Поплавок 150
Порошистая парша картофеля 180
Поры 19*, 125*
Почвенные грибы 142
Почвенные макрофиты 143, 322
Почкующиеся конидии 353
Почкующийся мицелий 28, 29*
Правило Фишера *381*, 382, 432, 437, 450
Привычные расы 95
Придатки клейстокарпия 260
Прижизненная окраска 164
Проводящая ткань 20, 22*
Прозоплектенхима 20*, 235
Пролиферация спорангиев 197
Промежуточные клетки 367, 368*, 369*
Промицелий 426, 431
Пропагативные споры 127, 159
Прорастание пряжек 25
— спор 37*, 129, 372*, 373*, 386*
Протеины 117
Протеолиз 69
Протеолитические ферменты 65
Протобазидия 316
Протобазидиомицеты 168
Протоплазма грибов 13, 14
Протоспоры 248*, *249*
Протравливание 359
Пряжки *25*, 26*, 307, 308*, 309*, 312*, *314*
Псевдопаренхима 20
Псевдоперидий 368
Псевдопикниды 396
Псевдоподии 410
Пузырчатая головня кукурузы 356*
Пуриновые основания 61
Путресцин 61, 153
Пыльная головня овса 355*, 356
Пыльная головня пшеницы *354*, 355*
Пьяное масло 154, 402
Пьяный хлеб 153, 402
Пятнистость листьев 300, 400, 401, 404
Раздельнополость 48
Разложение целлюлозы 406
Разнохозяйственность 270, 300, 377, 380, 382, 431
Разнохозяйственные спороношения 364, 365
Рак 300
Рак картофеля 174*, 180
Рак-сернянка сосны 390
Распространение спор 378
Растения-мосты 95
Реакция среды 77, 156
Редукционное деление 51
Редуцированные формы 288
Реотаксис 409
Ресупинатные плодовые тела *316*, 320, 323, 328
Ризоиды 25, 192, 196, 214, 182
Ризоморфы 20*, 21, 27*, 313
Ризопин 73
Ризосфера 106
Рисовая водка 220
Роговые вещества 68
Рогатиковые 325
Ростовые вещества 73
Ростковые поры 125*, 311
Ржавчинные грибы 46, 49, 64, 312, 315, *363*, 394, 423
Рыжик 61, 63, 105, 143, 149, 151, 333
Саке 220
Сальтация 375, 453
Сапролегниевые грибы 25, 117, *195*
Сапрофитный мицелий 206
Сапрофиты 84
Саркода 433
Сатанинский гриб 153
Свечение 336
Свинуха 149, 333, 334
Сезонность появления грибов 151
Серный цвет 8, 263
Симбиоз 84, 86, 98, 261
Симбиоз с насекомыми 108
Симподиальное ветвление 205
Синева 140
Синкарион 10, 18, 444
Синкариофит 41, 444
Ситовидные пластинки 23
Склеробазидия 310*, *311*, 315
Склеротиния 432
Склероции *28**, 61, 253, 270*, 293, 299*
Скрещивание 51, 452
Слизистые обертки 126
Слизистые привески 126*
Слизняки 118
Сложные антеридии 284*
Сложные плодовые тела 235*, *236*
Сложные споры 124
Смена ядерных фаз 36, 249, 371

Смешанные культуры 157
Смолы 16, *64*
Сморчки 149, 151, 152
Снежная плесень 77, 402
Собирательные клетки 182, 185, 187*
Совместная культура 75
Сокращение цикла развития 137
Сопутствующие раздражения 111
Сорбит 67
Сосновый вертун 390
Сосудистые гифы 12
Сосущая сила 70
Специализация *94*, 376, 456
Специализированные расы 209
Специальные формы 386, 449
Сперматозоиды 36
Спермации 44, 233, 266, 283, 366, *371*, 428
Спермогонии 34, 35, 46, 364, 366*, *365*
Спиртовое брожение 71
Спорангиальные фикомицеты 168
Спорангии 6*, 7, 31, 36, 117, 166, 205*, 217*, 411*
Спорангиеносцы 6, 7*, 31*, 205*
Спорангиоли 101, 218*, 219
Спорангиоспоры 6*, 7, 30, 117
Споридии 426, 431
Споровая оболочка 125
Спородохии 401*, 402
Спорокарпы 410
Спорокучки 118, 124, 351
Спороотделение 378
Спороплазма 217
Споры 6
Споры бесполого размножения 30
— зародышевого спорангия 46, 47
Спорынья 62, 118
Среда Городковой 112
Стеригмы 32, 308*, 252*, 254*
Стерильные клетки 368*, 369*,
Стерильная ткань 367*
Стилоспоры 34, 223
Стимуляторы прорастания 132
Стимуляция 75
Стихобазидиальность 169, 324, 347, 448
Стихобазидиальные *311*, 318, 319, 337
Столоны 25, 26*
Стригущий лишай 87
Строма 28, *236*, 268*, 270*, 271*, 277, 279*, 293, 298*, 299*
Строчки 149
Субгимениальный слой 332
Суберин 13
Сулема 82
Сумка 7, 38, 39, 167, 230, 232, 243, 289, 302
Сумчатые плодовые тела 7*, 8, 42, 113
Сумчатые грибы 64
Суспензоры 215*, 216
Сухая гниль картофеля 402
Сыроежка 64, 116, 149, 334
Съедобные грибы 149

Такыр 137, 143
Твердая головня 360
Тека 421
Телейтоспороношения 364, *369*, 370*, 371*,
Телейтоспоры 46, 127, 129, 363, 364, *369*, 372*, 373*, 386*, 431
Термиты 108
Термофильные формы 132, 407
Терпены 64
Тетраплоидное ядро 44, 443
Тетраполярная половая диференциация 452
Тетраполярное разделение полов 52, *53*, 451
Тиреоидин 73
Тирозин 61
Тли 108
Трама 332, 339, 340, 343
Трегалова 63
Триметиламин 62
Трихогина 40*, *44*, 232, 253, 254*, 266, 278*, 285*, 283, 373
Трихофорная клетка *283*, 285*
Тройная окраска по Flemming'у 164
Тройное сожительство 100
Тропизмы 31
Трутовики 5, 90, 93, *320*, 321
Трюфель 5, 116, 133, 145
Тургор 14, 119, 121

Уайт-рот 495
Убиквисты 135
Углеводы 62
Углекислая медь 82
Углеродистое питание 67
Уксусная кислота 68
Ультра-фиолетовые лучи 79
Уреаза 62
Уредоспоры 46, 117, 127, *364**, 369, 431
Уредоспороношение 364*
Усвоение элементарного азота 69, 106, 407
Успулун 82
Уход от заражения 356

Фагоцитоз 100
Факторы самостерильности 55
Факторы-реализаторы 54
Факультативные паразиты *87*, 201, 224, 353
Факультативные сапрофиты 87
Фаллин 152
Ферментация гликогена 119
Ферменты 64
Фиброзиновые тела 16
Физиологически кислые соли 69
— нейтральные соли 69
— щелочные соли 69
Фикомицеты 167, *190*, 434
Фиксирующие жидкости 162,—163
Фиксация 161
Фитофтора 207
Формалин 82
Фосфатиды 132
Фототаксис 117, 409
Фототропизм спорангиеносцев 123*
Фототропические изгибы 78
Фрагмобазидия *308*, 309, 316, 352, 354*, 364, 370*, 371*, 372*, 373*
Фрагмобазидиомицеты 169, *393*
Французский трюфель 149
Фруктификативное прорастание 128, 130*, 370, 372*, 373*
Фтористый натрий 82
Фузариоз 402
Фуксин 164
Фумаровая кислота 63
Фунгисиды 80

Хемотаксис 117
Хиастобазидиальность *169*, 311, 324, 327, 337, 348, 393, 448
Хинная кислота 70
Хитин 13, 63, 214
Хитридиевые грибы 117, *171*, 433, 435
Хламидоспоры 29*, *30*, 35, 46, 127, 226, 253, 254*
Хламидоспоры головневых 127, 129
Холестерин 62
Холин 62

Холобазидиомицеты 169, 393
Холобазидия *308*, 316, 353
Хологамия 39, 176, 181
Холокарпические формы .. 182
Хондриозомы 14, 15*
Хромово-уксусная кислота 163
Хромозомы 17

Целлюлоза 13
Целлюлиновые тела 16
Целлюлязы 65, 66
Центрозома 17*, 41*
Цепочки конидий 7*, 210, 219
Цепочки спорангиев 210
Цистиды 319, 321, 323, 332
Цисты 171, 187, 387, 388
Цитазы 65
Цитогамия 10, 44

Черная гниль 276
Черная гниль винограда 276, 405
— — яблок 405
Черная ножка 173, 180
Чернь 276
Чесночный гриб 149
Чешуйчатая парша 180
Членистый мицелий 5, 23

Шампиньон 25*, 29, 61, 78, 116, 129, 144, 148, 311, 320, 332*
Шестиатомные спирты 67
Шкала питательности 67
Шляпные грибы 5

Щавелевая кислота 63, 71
Щитовки 108

Экзогенные спермации 284*
Экзогенные спороношения 31
— споры 6, 30, 219*
Экзоперидий 342
Экзоспорий 125, 311
Экзоспоры 413
Эктопаразиты *88*, 263
Эктотрофная микориза 100
Экто-эндотрофная микориза 100
Эктофитный мицелий 281*
Экспериментальная гибридизация 375
Экстракты 155
Экстраматрикальные конидиеносцы 226
Экстраматрикальный мицелий 182
Экстраматрикальные спорангии 183, 185*
Эндогенные споры 6, 30
Эндогенные спермации 284
Эндогенные спороношения 31
Эндоконидии *34**, 353, 283, 288
Эндопаразитизм 88
Эндоперидий 342
Эндоспорий 125, 311
Эндоспоры 413
Эндотрофная микориза 100
Эндофитный мицелий *26*, 205, 208, 210, 281*, 363
Энтомохория 117
Эпибазидия 309, 353, 385, 393
Эпигинные антеридии 194
Эпитеций *290*, 304, 305
Эрготин 62
Эрготинин 62, 153, 271
Эргостерин 63
Эритрит 67
Эталий 411, 412*, 414
Этиловый спирт 68
Эукарпические формы 182
Эцидиальные спороношения 366*
Эцидий 46, 364, 367, 431
Эцидиоспоры 126, 127, *364**, 367, 368*

Яблочная кислота 63, 67
Ядерные фазы 9, 11*
Ядовитые вещества 80
Ядовитые грибы 152
Ядро 16, 17*
Яйцеклетка 37
Янтарная кислота 63, 67

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

(Страницы, на которых помещены рисунки, отмечены звездочкой, а на которых находится более подробное описание, обозначены курсивом).

Absidia 38, 48, 49, 50, 54, 96, 98, 145, *215*, 216
— glauca 221
— Lichteimii 220
— ramosa 73
— spinosa 38*, 215*, 216
Acervulales 396
Acetabula 297
Achlya 96, 196*, 197, 427
— bisexualis 197
— polyandra 129
Achorion 87, 251
Acrasieae 414
Acremonium 398*
Acrostalagmus 146, 398*
Actinomyces 406*, 407*, 408
— acidophilus 406
— scabies 407
Actinomycetes 405
Actinonema 404*
Aecidinei 426, 429, 430
Aecidium 8, 366*, 367, 386, 426
— abietinum 431
— punctatum 382, 450
Aecidiolum 426
Agaricaceae 27, 96, 122, 143, 169, 316, 321. 331, 333, *336*, 396, 393
Agaricus 336, 423
Albuginaceae 201, 212
Albugo 26*, 27, 119, 130*, *203*
— bliti 37, 210, 447
— candida 37*, 132, 203, 209, 210, 447
— portulacae 37, 203, 210
— tragopogonis 203*, 210
Aleurodiscus 324
— amorphus 323*
— polygonis 53, 451
Allomyces 36, 37, 190, 193
— javanicus 37*, 66, *192**
Alternaria 118, 145, 147, 256, 399*. *401*, 428
— brassicae 401
Amanita 149, 152, 333, 336
— caesarea 138, 149, 153
— muscarina 13, 62, 64, 143 152, 420*
— pantherina 62, 143, 152
— phalloides 152, 336*
— verna 138, 152
— virosa 138
Amaniteae 334, 336
Amanitopsis vaginata 150

Amauroascus 251
Amerosporae 267, 397
Amorphomyces 284
— falagriae 284*, 285
Ancylistales 191, 194, 211
Ancylistes 195
— closterii 195*
Anthomyces Reukaufii 244
Apiosporium 263
Aplanes 197
Aphanomyces 197*, 198
Apodachlya 200
Arachnites 402
Araiospora 37, 199
— pulchra 199*, 200
Archimycetes 167, *171*
Arcyria 411, 413
Armillaria mellea 20*, 27, 71, 96, 103, 107, 139, 149, 151, *331*, 333, 336, 337
Arthrorhynchus 282
— ciclopodiae 282
Arthrospirella 402
Ascobolaceae 113, 140, 161, 290, *296*, 306
Ascobolus 74, 78, 123*, 129, 231, 232, 240
— carbonarius 42*, 44, 49, 233, *296*
— citrinus 43
— furfuraceus 43, 126, 233
— glaber 124*
— immersus 117, 119*, 120, 126, 140, *296*
— magnificus 42*, 49, 55, 234, 296
— stercorarius 49, 58, 234, *296*
— vinosus 42, 294
Ascodesmis 306
— nigricans 42, 293*, 294, *296*
Ascocorticium 168, 248*, 249, 305
Ascochyta 404*, 405
— graminicola 405
— melonis 405
— nicotianae 405
Ascoidea 238, 438
— rubescens 238*, 239
Ascoloculares 306
Ascomycetes *229*, 434
Ascophanus 294
— carneus 78
Ascopolyporus 136, 271*, 272
Aspergillaceae 135, 250, *252*, 257, 454
Aspergillus 7*, 9, 31, 32, 61, 68, 70, 74, 78, 80, 87, 131*, 145, 147, 235*, *252**, 398*
— flavus 68, 252*, 255
— fumigatus 132, 252*, 255
— glaucus 252*
— nidulans 127
— oryzae 65, 113, 255
— repens 76, 113, 114
Aseroe 344
Asterina 281
Asterinella 281
Asterocystis radicis (см. Olpidium) 173
Astraeus 341
— stellatus 341*, *342*
Auriculariales 130, 167, 169, 317, *346*, 350, 358, 385
Auricularia 130*, *347*
— auricula judae 49, 347*
— cochleata 348
Autobasidiomycetes 168, 316, 438
Azotobacter 100, 106

Bacillus mesentericus 74
Bacterium xylinum 245
Badhamia 410, 414
— ovispora 410
Barlaea 13
— fulgens 13
Basidiobolaceae 86
Basidiobolus 38, *224*, 227
— ranarum 224, 225*
Basidiomycetes 307, 434
Basidiophora 9, 207*, 208, 210
— entospora 210
Basidiospori 421
Battarea 12, 13*, 137, 138, 144, 342
— stevenii 143, 342
Bivonella 267
Blakeslea 219, 227
— trispora 219*, 222
Blastocladia 192
Blastocladiaceae 36, 167, 192, 193, 211
Blepharospora 205
— cambivora 205
Boletoideae 327, *330*
Boletus 96, 133, *330*, 337, 346, 417
— bovinus 138
— cyanescens 138
— edulis 61, 143, 153
— elegans 104, 143
— flavidus 149
— granulatus
— luridus 62, 149, 153
— luteus
— parasiticus 96, 97
— satanas 138, 153
— scaber 61, 105, 143, 149
— versipellis 143, 149
Bombardia 233, 234*
Botryodiplodia 404*
Botryosporium 398*
Botrytis 9*, 31, 88, 90, 96, 146, 160, 299, *397*, 398
— allii 75, 398
— anthophila 398
— cinerea 75, 76, 93, 94, 133
Bovista 143, 149, *341*
— nigrescens 143, 341
— plumbea 143, 341
Brachybasidium 350
Bremia 207*, 208, 210
— lactucae 210
Bulgaria 29, 294
Byssoidei 419

Caeoma 366*, 367, *368*
Calocera 318
— viscosa 64, *318**
Calonectria 267, 268
— graminicola 269
Calvatia 5, 341
— maxima 116, 341
Calyptospora 369
— goeppertiana 386*
Camarosporium 404*
Cantharellales 337
Cantharellus 324*
— aurantiacus 64
— cibarius 61, 149, 310*, 311*, *324*
Capnodium 263
Carpoasci 236, 438
Cenangiaceae 296
Cephalothecium 398*
Ceracea 318
Ceratiomyxa 413
Ceratostomaceae 273, 275
Ceratostomella 77, 160, *275*, 401
— coerulea 49, 140, 275
— fimbriata 35*, 275

Ceratostomella piceae 275
— pini 275
— ulmi 275*, 401
Cercospora 31, 32*, 399*, *401*
— beticola 401
— ribis 401
— vitiphylla 401
— vitis 401
Cercosporella 398*, *400*
— primulae 400
Cetraria 62
Chaetocladiaceae 337
Chaetocladium 74, 96, 98*, 140, 219, *222*, 433
— Brefeldii 218*, 219, 222
— Jonesii 219
Chaetodiplodia 401
Chaetomium 42, 79, 140, 145, *274*, 286
Choanephora 219
— cucurbitarum 219*
Choanephoraceae 222, 227
Choiromyces 125, 302, 304
— meandriformis 124*, 149, 304
Chlorosplenium 140
— aeruginosum 13, 64, 140
Chrysomyxa 364, 368, 370
— abietis 371, 372*, 373*, 383, 387, 431
— ledi 135, 383, 387, 431
— pirolae 376, 378, 387
— rhododendri 431, 432
— Woronini 135
Chytridiales 165, 171
Chytridineae 165, *171*, 434
Chytridium 36, 182
— olla 182*, 184
— vorax 117
Cicinnobolus 97, 404*, 428*
— Cesatii 96, 426
Cintractia 352, 358
Circinella 218
— minor 25
— umbellata 218
Citromyces 68, 71, 252
Cladochytridiaceae 182, 185
Cladochytrium 185
— alismatis 185
— tenue 185*
Cladosporium 399*, 400
— gossypii 400
— herbarum 400
— sphaerospermum 400
Clasterosporium 399*
Clathreae 135, *344*
Clathrus cancellatus 344*
Claudopus subdeflusens 96
Clavaria 143, 149, 325, 419
— cinerea 325
— cristata 310, 325
— falcata 325
— flava 325
— grisea 325
— rugosa 310, 325
Clavariaceae 169, 321, *325**, 337
Claviceps 124, 267, 269, 287
— purpurea 28, 129, 153, 231, 235*, 236, 269, 270*, 426
— microcephala 270
— Wilsonii 270
Clavicipitatae 267, 280, 288
Cleistomycetes 236
Clitocybe 71, 96, *332*
— geotropa 138
— odora 143
Clithris quercina 293
Clostridium 106
Collema 233
Coleosporium 19*, 369, 370, 378
— senecionis 387
— solidaginis 369*
— sonchii 370
— tussilaginis 387
Colletotrichum 133, 408
— lagenarium 403
— lini 403
Collybia 29*, 71, 78
— porrea 64, 336
— radiata 421*
— velutipes 151, *331*, 336
Conidiobolus 121*, 224
— utriculosus 224*
— villosus 224
Coniomycetes 420
Coniophora 26*, 77, 320, *323*
— cerebella 25, 76
Coniosporium 399*
Coniothecium 399*
Coniothyrium 404*, 405
— diplodiella 405
Coprineae 333, *334*
Coprinus 8*, 19*, 28, 57, 65, 78, 113, 129, 130, 141, 310*, 312*, 320, *334*
— comatus 53, 96, 116, 151, 335*
— fimetarius 53, 313*
— Friesii 53
— lagopus 52, 53, 57, 58
— micaceus 54
— nycthemerus 114
— plicatilis 114, 122
— plicatoides 141
— sterquilinus 116, 121*, 129, 335*
Corallomyces 136
Cordiceps 86, 124, 255, 271
— capitatus 96
— militaris 271
— ophioglossoides 96, 255, 272
— purpurea 426
Coremiales 34, 396
Corticium 21, 56, 313*, 316, 320, *323*, 350, 393
— coronatum 310
— terrestre 16*, 323
— vagum 323
— violaceo-lividum 22*
Cortinarius 143, 333, 336
— fulgens 138
— muscosus 138
Craterellus 320, *324*
— clavatus 324
Cribraria 411*, 413
Cribrariaceae 413
Cronartieae 386
Cronartium 90, 94, 363, 370, 377, 378, *386*
— asclepiadeum 377, 386, 390
— flaccidum 371*
— ribicola 128, 136, 378, 386, 390
Crucibulum 49, 133, 339, 343
— vulgare 343*
Cryptococcus 244
Cryptocystis 404*
Cryptomyces pteridis 293
Cryptosporium 403
Ctenomyces 251
— serratus 251*
Cucurbitaria 46, 231
— caraganae 275
Cunninghamella 9, 219, 227
— albida 222

Cunninghamella echinulata 219*
Cyathus 49, 133, 343
Cycloconium 399*
Cylindrosporium 403*
Cyphella 324
Cystopus candidus 430
Cytosporella 404*
Cytospora 404*
Cyttaria 136, 149, 236, 290, 294, *299**
— gunni 299*
Cyttariaceae 296, 299

Dacryomycetales 169, 309, 310, 316, *318*, 337, 350, 358
Dacryomitra 318
— glossoides 318*
Dacryomyces 318
— deliquescens 318*
— stillatus 318*
Daedalea 129, 320, 322, *330*
— quercina
Daldinia 278
— concentrica 279
Dangeardia 184
Darluca 96, 404*, 405
— filum 405
Dasyscypha 300
— Willkomii 300
Debaryomyces globosus 242, 243
Dematiaceae 396, *400*
Dematium pullulans 66, 263
Dermatea 298
— carpinea 298
— cerasii 298*
Dermocystidium pusula 174
Desmella 387
Desmidospora 31, 32*
Deuteromycetes 394
Diachora onobrychidis 281
Diaporthe 277
Diatrypaceae 273, 277, *278*, 287
Diatrype 278
Dichomyces 284*
Dictyophora 96, 345
— phalloides 345*
Dictyosporae 267, 397
Dictyostelium 414
— mucoroides 414*
Dictyuchus 50, 197, 198
Didymaria 398*
Didymosporium 403*
Didymium 409*, 411*, 414
— difforme 410
— nigripes 410
Didymosporae 267, 397
Dilophospora 31
Dimeromyces 284*
Dimerosporae 397
Dinamoebidium 412
— varians 412
Dioecomyces 284, 285
Diplodia 404*
Diplodina 404*, 405
— destructiva 405
Dipodascaceae 238
Dipodascus 238
— albidus 238
— uninucleatus 239, 345
Discomycetes 26, 237
Discula 275
Doassansia 117, 351, *358*
Doassansiopsis 358, 361
Dothideales *280*, 288
Dothidea 280
— ribesia 280
Dothidella 280
— betulae 281
— derridis 280*
— laminariae 139
Dothiorella 404*

Ectrogella 211
Eidamia 140
Elaphomycetaceae 145, 251, *255*, 257, 303
Elaphomyces 27, 96, 104, 138, 255
— cervinus 255
— variegatus 255
Empusa 225, 226
— aulicae 226
— Fresenii 226
— muscae 225, 440
— jassi 226
Endoconidiophora 35, 275
Endogonaceae 221
Endogone 38*, 104, 145, *223**, 455
— lactiflua 223
Endomyces 30, 39, 96, 230, *245*
— albicans 244
— decipiens 39, 96, 242, 244
— fibuliger 241*, 242, 245
— lindneri 257
— Magnusii 230, 241*, 244
— vernalis 63, 245
Endophyllum 310*, 384, 386, *388*, 431
— sempervivi 388
Endothia parasitica 278, 279*
Entoloma lividum 153
Entomospora antarctica 231*
Entophlyctis 181, 182*
— bulligera 182*, 183
Entomophthora 226
— echinospora 226
— occidentalis 226
— rhizospora 226*
Entyloma 353, 358, 361
— ranunculi 361
Epichloë 267, 269
Eremascus 39*, 240
— albus 240, 241
— fertilis 39*, 240*
Erysiphaceae 16*, 33, 43, 76, 87, 93, 96, 130, 142, 232, *258*, 434
Erysiphe 33*, 89, 96, 260*, 426, 428*
— communis 258*
— graminis 94, 258*, 261*, 261
Euascomycetes 39, 236
Eucronartium muscicola 347
Eupionnotes 402
Eurotium 8, 252, 429
— herbarium 8
Eusclerotinia 299
Eusynchytrium 176
Excipulaceae 396
Exidia 49
Exoascaceae 43, 246, 249
Exoacsus 246
Exobasidiales 130, 317, *319*, 393
Exobasidium 319
— rhododendri 319
— vaccinii 319*
Exoasci 438

Fabraea 300
— ranunculi 300
Farysia emodensis 399*
Fistulina 330
— hepatica 23, *330*

Fistulinoideae 327, 330
Fomes 96, 122, 136, 321, *328*
— annosus 9, 35, 139, 315*, 329
— applanatus 79*, 116, 329*
— fomentarius 139, 329
— igniarius 64, 79*, 139, 329*
— officinalis 64, 139, 329
— pinicola 329
— ungulatus 329
Fuligo 411, 412*, 414
Fumago 263
Fungi imperfecti 96, 140, 170, 236, 277, *394*
Fusarium 32*, 67, 75, 138, 140, 147, 160, 268, 269, *401**
— bucharicum 402
— gramineum 402
— heterosporum 401*
— lini 95, 153
— nivale 77, 402
— roseum 153, 269
— solani 401*, 402
— subulatum 269, 402
— vasinfectum 402
Fusicoccum 404*
Fusicladium 276, 399*, *400*
— dendriticum 278, 400
— pirinum 400
Fusidium 398*

Galactinia 297
— succosa 17*, 230
Galera tenera 310
Ganoderma applanatum 329
Gasteromycetales 96, 317, 337, *338*, 339, 346, 420, 466
Gautieria 343*
Geaster 77, 137, 143, 338, 339
— hygrometricus 342
— marchicus 341*, 342
Genea 27, 303*
Geoglossaceae 294, 295, 296, 300, 305
Geoglossum 289, 294, *300*, 419
— hirsutum 124*, 300*
Gibberella 267, 268,
— saubinetii 90, 269
Gloeosporium 34*, 90, 277, 395, *402*, 403*
— ampelophagum 402
— lindemuthianum 95, 402
— nervisequum 395
— ribis 345
Gnomonia 42, 278*, 395
— erytrostoma 277, 278*
— veneta 277, 278*
Gomphidius 336
Gonapodya 192, 198*
Graphidaceae 292
Graphis 292
— scripta 292
Graphium 34, 275, *401*
— ulmi 401
Guignardia 276
— Bidwellii 276
Gymnoascaceae 140, *238*, 250, 257, 264
Gymnoascus 42, 251
— Reessii 251*
Gymnocarpi 419
Gymnoconia 384
— interstitialis 365, 388
Gymnoconieae 388
Gymnosporangieae 384
Gymnosporangium 90, 363, 365, 366*, 367, 378, 383, *388*
— bermudianum 383, 388
— clavariaeforme 423*
— tremelloides 372
— juniperinum 372, 388
Gyromytra 149, 298

Hansenula 243
Haplosporangium *223*, 227
— bisporale 222*, *223*, 227
Helotiaceae 296, 299
Helotium 140, 300
Helicobasidium 347
— typhuloides 347
Helicoon 31, 32*
Helicosporae 397
Helminthosporium 79, 399*, 400, 449
— gramineum 400, 401
— sativum 95
Helvella 62, 96, 149, 294, *298*, 419
— crispa 151, 295
— esculenta 61, 63, 153
Helvellaceae 43, 295, *296*, 305
Hemiasci 438
Hemibasidii 438
Hemileia 390
— vastatrix 387, 390
Hemileieae 136, 387
Hemisphaeriales 237, 250, 266, 273, *281*, 288, 291, 305
Hendersonia 404*
Heterobasidiomycetes 309
Heterosporium 399
Hexagonum 136
Hirneola 347, 348
— cochleata 348
Holobasidiomycetes 168, 309, *316*
Hormodendrum 399*
Hormonema 275
Humaria 96, 297
— anceps 43
— granulata 43, 49, 294
— rutilans 43, 295, 297*
Hyalodema 398*
Hyalodictyae 397
Hyalodidymae 397
Hyaloria 349
Hyalophragmiae 397
Hyalospora 369, 386
Hyalosporae 347
Hydnaceae 140, 169, 321, 322, 325, 337
Hydnangium 310, 343
Hydnum 96, 104, 143, *325*
— auriscalpum 325*
— coralloides 326, 327
— diversidens 327
— imbricatum 149, 327
— macrodon 326
— repandum 149, 152, 325*
— Schiedermayri 327
— septentrionale 326
— squamosum 138
— setosum 327
Hygrophorus 143, 332, *334*
— rubescens 334
Hygrophoreae 333
Hymenomycetales 317, *319*, 420
Hymenochaete 324
— tabacina, 324*
Hymenogaster 343
Hyphales 396
Hyphochytridiales 182, 188
Hypholoma 78, 336
— fasciculare 151, 153, 336
Hyphomycetales 96, 145, *395*, 396

Hyphomycetes 420
Hypocopra 274
Hypocrea 267, 269
— aculeata 96
— alutacea 269*
— parasitans 96
— rufa 269*
Hypocreales 96, 136, 237, 250, 265, *266*, 273, 280
Hypochnus 311*, *324*, 393
— solani 142, 323, 325
— subtilis 323*
— terrestris 46, 311, 313, 323, 325, 339
Hypoderma 292
— commune 292
Hypodermi 423
Hypomyces 97, 267, 268, 287
— chrysospermum 96, 268
— lactifluorum 96
— ochraceus 96, 268
Hypomyceteae 267
Hyponectria 287
Hyponectrieae 267
Hypoxylon 140, *278*, 279
— coccineum 279*
— fuscum 278
Hysterangium 343
— clathroides 343
Hysterangiaceae 145, 346
Hysteriales 168, 237, 250, *291*, 304
Hysterium pulicariae 124*
Hysterographium fraxini 124*
Hysteropatella 298
Hysterostomella 281
— discoidea 281

Inocybe 153
Inoperculatae 232, 295, *296*, 305
Irpex 326
— fuscoviolaceus 326
— obliquus 326
— pendulus 326
Isaria 96, 272

Kellermannia 404*
Kordyana 319
Kunkelia 365, 388
— nitens 365, 384, *388*
Kusanoopsis 256

Laboulbenia 284
— gyrinidarum 285*
Laboulbeniales 20, 35, 43, 49, 86, 168, 233, 250, 266, *282*, 288
Lactarieae 333
Lactarius 16, 22n, 64, 96, *321*, 333
— deliciosus 22*, 61, 105, 143, 149, 333, 334
— piperatus 149, 333, 334
— subdulcis 143
— torminosus 149
— turpis 138
Lachnea 232, 235, 297*
— cretea 297
— hemisphaerica 297*
— stercorea 43
Lagenidium 194
— pygmaeum 194
— Rabenhorstii 194*
Lasiobolus pulcherrimus 43
Lentinus 78, 139, 337
— squamosus 139, 331, 335
Lenzites 139, 330
— sepiaria 139, 330*
Leocarpus 414
Leotia 300
— lubrica 64, 300
— gelatinosa 300*
Leptolegnia 198
Lepiota 28, 143, 336
— excoriata 149
— littoralis 138
— procera 138, 143, 151, 336
Leptomitaceae 195, 198, 212
Leptomitus 16, 14, 198*, *199*
— lacteus 199
Leptosphaeria 139, 257
— acuta 257
— doliorum 257
— fluviatilis 139
— marina 139
Leptostromaceae 396
Leucosporeae 333
Leveillula 88, 137, *259*
— taurica 263*
Liceaceae 413
Limacinia 276
— spongiosa 276*
Lindbladia 413
Lophiostomaceae *292*, 305
Lophodermium 292
— nervisequum 292
— pinastri 292*
Lycogala 412, 419
Lycoperdaceae 21, 27, 340, 346
Lycoperdon 133, 143, 149, 338, 339*, *341*, 419
— coelatum 138
— echinatum 341*
— gemmatum 341*
— giganteum 116, 341
— hiemale 341
— piriforme 341*

Macrochytrium 211
Macrochytrium botrydioides 188*, 193
Macrodiplodia 404*
Macrosporium 31, 32*, 399*, *401*
— commune 401
— solani 401
— tomato 401
Macrophoma 404*
Macropodia 297
Magnusia 253
— nitida 43, 254
Marasmieae 333, *335*
Marasmius 336
— alliatus 149
— caryophylleus 336
— oreades 143, 144
— scorodonius 64, 336
Marssonia 403*
— fragariae 297*, 300
Melampsora 137, 372
— amygdalina 383, 387
— caryophyllacearum 378
— euphorbiae 387
— evonymi-caprearum 137
— helioscopiae 370*
— Klebahni 137
— larici-populina 387
— lini 369*, 387, 390
— orchidis-repentis 137
— pinitorqua 137, 387, 390
— Rostrupii 137, 387
Melampsoraceae 136, 368, 369, *386*
Melampsorella 378
Melampsoridium 368
— betulinum 386

Melanconiales 34, 277, 395, 396, *402*
Melanconiaceae 396, *403**
Melanconium 403*
Melanogaster 96, 338
Meliola 263
— furcata 263
Melanospora 96, 267, *268*
— didymariae 97
— parasitica 96, 268
Melanosporeae 267
Merulioideae 327
Merulius 19*, 26*, 65, 70, 77, 316, *328*
— lacrymans 12, 13*, 22, 27, 61, 76, 132, 139, 324, *327*, 328*
— silvestris 328
— tremelloides 328*
Mesochytrium 176
Microdiplodia 404*
Microsphaera 260*, 262, 263
— alphitoides 262
Microsporon 87
Microthyrium 282, 305
— microscopicum 281
Mollisiaceae 140, 296, *300*
Monascus 253
— purpureus 254*
Monilia 9, 65, 71, 119, 299, 397, 398*
— cinerea 396
— fructigena 75, 114, 397
— humicola 396
— macroconia 402
— sitophyla 396
Monoblepharidaceae 25, 191, *193*, 211
Monoblepharis 36, 128, 190, 210, 440
— brachyandra 194
— sphaerica 37*, 193*
Monochaetia 403*
Monochytrium stevensianum 174
Monospora 244
— cuspidata 244
Morchella 149, 298
Mortierella 222
— candelabrum 215*, 222*, 223
— capitatum 223
— polycephala 96
— Rostafinskii 223
Mortierellaceae 221, 227
Mucoraceae 96, 126, 170, *214*
Mucor 17*, 38n, 48, 69, 96, 130*, 131*, 140, 145, *221*, 419
— albo-ater 221
— circinelloides 66, 218
— corymbifer 87, 220
— genevensis 220
— Guillermondii 73
— mucedo 6*, 7, 51, 71, 87, 142, 217, 218*, 222, 433
— javanicus 71, 220
— pussilus 220
— racemosus 29*, 30, 76, 215, 217, 218, 220
— rouxianus 220
— Rouxii 71
— tenuis 215*, 216
Mucronella 326
Mycena galeopus 23
— galericulata 337
— Mycetozoa 409, 433
Mycoblastus 129
Mycobacterium 408
Mycococcus 408
Mycochytridiales 88, 90, 91, 96, 166, 171, *181*
Mycocitrus 217*, 272
Mycoderma 67, 244
— aceti 68, 85
Mycogone 96, 268, 398*
— puccinioides 268
Mycomalus 271*, 272
Mycosphaerellaceae 273, *276*, 287
Mycosphaerella 276
— fragariae 276
— sentina 276, 277*
Myriangiaceae 251, 256, 288
Mystrosporium 399*
Myxochytridiales 88, 90, 91, 96, 97, 166, *171*
Myxogasteres 409, 413
Myxomycetes 409
Myzocytium 194
— proliferum 194
— vermicolum 194

Nadsonia 39, 40, *243*
— fulvescens 39*, 243*
Naemospora 403
Naucoria semiglobata 310
Nectria 64, 78, 92, 96, 140, 267, *268*, 287
— cinnabarina 268*
— galligena 268
Nectrieae 267
Nectriella 267
Nectrioideae 396
Nematospora 244*
Nematosporangium 205
— gracile 205
— Nikitinsky 139, 205
Neovossia 310, 352
— moliniae 352*
Neurospora 55, 58, *273*, 452
— crassa 50, 58
— sitophylla 50, 52*, 58
— tertrasperma 47*, 50, 58, 127, 230*, 231, 274
Nidularia 339*, *343*
Nidulariaceae 27, 340, *342*, 346
Nothofagus 299
Nyctalis 35*, 129, 331
— asterophora 331*, 333*, 334
— lycoperdoides 96
— parasitica 96, 334

Ocellaria aurea 293
Ochrolechia 129
Ochropsora 370
— sorbi 388
Octaviana 343
Odontia 326
Oedocephalum 9*, 32, 33*, 35, 395, *399*
Oidium 398*, 426
Oidium Tuckeri 136
Oliveae 136
Olpidiaceae *172*, 181
Olpidiaster radicis 173
Olpidiopsis 176
— saprolegniae 96, *176**
Olpidium 36, 37*, 86, *172**, 175
— brassicae 173*, 180
— pendulum 173
— salicorne 173
— viciae 38, *172**, 185
Onygena 68, 85, 255, 356
— corvina 256
— equina 256
Onygenaceae 251, *255*, 257
Oomycetes 190, 438
Oospora 398*
Operculatae 232, *295*, 305
Ophiobolus graminis 43
Orcheomyces 104

Otidea 297
Ovularia 389*, *400*
— bistorta 400
— pulchella 400
— Schroteri 400

Pachyploeus 302, 303*
Panaeolus 141
Panus 71
Paradiopsis 264*
Parasitella 74, 96, 98
Patellaria 140
Patellariaceae 296, *298*, 306
Patellea sanguinea 64, 140
Paxilleae 333, *334*
Paxillus 139, 332, *333*, 337
— acheruntius 139, 334
— atrotomentosus 149
— involutus 149, 333, 334
Penicillium 19*, 31, 33*, 42*, 61, 65, 67, 69, 75, 106, *252*, 253*, *398*
— candidum 252
— camemberti 255
— claviforme 252, 254*
— crustaceum 254*
— digitatum 135, 255
— expansum 255
— italicum 78, 93, 135, 255
— glaucum 23, 24*, 76, 80, 113, 114, 131, 145, *253**
— luteum 49, 54
— roquefortii 255
Peniophora 323, 393
Periconia 399*
Peridermium 368
— strobi 378
Perisporiales 30, 88, 136, 168, 237, 250, *258*, 264, 273, 286
Peronospora 27, 88, 207*, 208, 429
— calotheca 89*
— parasitica 26*, 93, *94*, 127, 135, 449
— pulveracea 90
Peronosporales 30, 37, 76, 88, 90, 94, 96, 126, 165, 191, *200*, 211, 434
Perycistis 239, 245
— alvei 240
— apis 240
Pestalozzia 31, 32*, *403**
Peziza 96, 143, 297, 420
— aurantia 124*, 125, 291
— coccinea 124*
— scutellata 64
— vesiculosa 9, 297
Pezizales 232, 237, 250, 294, *295*, 296, 304, 305, 306
Phacidiales 168, 237, 250, 291, *292*, 304, 305
Phaeodictyae 397
Phaeodidymae 397
Phaeophragmiae 397
Phaeoseptoria 404
Phaeosporae 397
Phallaceae 27, 135, 143, 339, *343*, 346
Phalleae 344
Phallus 28, 339*
— imperialis 138, 143, 345
— impudicus 27, 64, 345*
Phlebia 326
Phleogena faginea 348
Pholiota 64, 143, 420*
— aurivella 315
— mutabilis 65
— procera 148, 420*
— spectabilis 64
Phoma 34, 69, 104, 106, 113, 276, *405*
— betae 69, 405
— brassicae 405
— callunae 69
— oxycocci 69
— radicis 69, 109, 405
— uvicula 276, 405
Phragmidieae 388
Phragmidium 366*, 368*, 372*, *388*, 422*, 426
— potentillae-canadensis 371
— rubi-idaei 388, 390
— subcorticinum 388, 390
Phragmobasidiomycetes 168, 169, 309, *316*, 317
Phragmosporeae 267, 311
Phycomyces 48*, 50, 64, 73, 75, 78, 216
— blakesleanus 50, 51, 58, 215*, 220, 221
— piloboloides 50, 58
Phycomycetes 190
Phyllachora 280
— graminis 280*,
— trifolii 280
Phyllactinia 16, 88, *259*
— corylea 259*, 261*
— suffulta 258, 261
Phyllosticta 403, 404
— mali 404
— prunicola 404
— tabaci 404
Physalospora 139
— corallinarum 139
Physarum 410, 414
— didymeroides 410
Physoderma 181, 185*, 186
— graminis 189
— maculare 181, 185
— zeae 186*, 189
Phytomyxineae 413, 414
Phytophthora 49, 130*, 201, *208*
— cryptogea 208
— erytroseptica 206*, 208
— Faberi 49, 208
— infestans 66, 91, 92, 93, 132, 133, 136, 142, *205**, 207, 429
— nicotianae 208
— omnivora 49, 208
— terrestris 208
— syringae 208
Pichia 242
— membranaeformis 242, 243
Pilacre faginea 348
Pilobolus 64, 78, 96, 119*, 114, 121, 123*, 140, 141, 217, 218, *221*
— cristallinus 221
— lagopus 119
— macrosporus 114
Piptocephalis 96, 97*, 98, 219, 221*, *222*
— freseniana 215*, 222
— fusispora 222
Piricularia 398
Pistillaria maculicola 310
Plasmodiophora 177, 412, 414
— brassicae 177, 178*, 179, 180, 435
Plasmodiophoraceae 172, *177*, 180, 412, 413, 414
Plasmopara 27, 207*, *208*, 209
— arborescens 209
— hiemalis 209
— nivea 209
— parasitica 209
— pusilla 209
— pygmaea 209

Plasmopara Schachtii 209
— Schleideni 209
— trifolii 209
— viticola 38, 92, 128, 133, 136, 203, 209, 440
Plectascales 96, 168, 232, 236, *250*, 257, 264, 273, 286
Plectobasidiales 339, 346, 436
Plectodiscella 256
— piri 256*
Pleonectria 267
Pleosphaeria 276
— citri 276
Pleospora 120, 124, *256*, 257
— clavariarum 96
— herbarum 20, 256*
— lucidus 21*
— versicolor 21
Pleurage 120*, 130, 145, 235*, 273
— anserina 50, 127, 231, 273
— coeruleotecta 230*, 273
— curvula 120
— fimiseda 124*, 126*, 274*
— zygospora 124*, 231, 273
Pleurotus 71, 332
Podaxaceae 77, 135, 137, 144, 346
Polyascomyces 284
Polyphagus 36, 182, *184*, 228
— euglenae 86, 117, *184**
Polyporaceae 27, 35, 122, 140, 159, 169, 321, 322, *327*, 337
Polyporoideae 327, 328
Polyporus 96, 136, *330*
— betulinus 139, 330
— lucidus 21*
— mylittae 28, 149, 330
— sacer 28
— sapurema 28*, 330
— squamosus 65, 116, 330*
— sulfureus 139, 330
— tuberaster 149
— versicolor 21
Polyspondylium violaceum 414
Polystictus 129, 330
— perrennis 330
— versicolor 330
Polystigma 42*, 64, *269*
— rubrum 43, 268*
Polythrincium 399*
Poria 328
— vaporaria 76, 139, *328*
Poronia 280
— punctata 280
Protoactinomyces 408
Protascales 30, 170, 236, *238*, 245, 249, 257
Protoascomycetes 236, 246, 438
Protobasidiomycetes 168, 169, *316*, 393, 438
Protohydnum 349
Protomerulius 349
Protomyces 94, 248*, 438
— macrosporus 94
Psalliota 149, 336
— arvensis 139
— campestris 61, 96, 116, 143, 144, 149, *336**
— pratensis 149
Pseudolpidium 176
— saprolegniae 176
Pseudoperonospora 208, 210
— cubensis 210
— humuli 210
Pseudopeziza ribis 300
Pseudopicnidiales 396
Pseudosaccharomyces appiculatus parasiticus 108, 244
Puccinia 8, 125, 130*, 131*, 136, 366, 372*, 373*, *388*, 426
— adoxae 89*
— aegopodii 372
— angelicae-bistortae 137
— cohaesa 382, 383
— coronata 137, 376, 388, 389, 390
— coronata-avenae 376
— coronifera 137, 376, 389
— cynodontis 377
— dianthi 431
— dispersa 388, 389
— epilobii 383
— fusca 365
— glumarum 365, 388, 389, 390
— graminis 95, 117, 125*, 364*, 365, 369*, 370*, 373, 374, 378, 388, 389, 390, 426, 431, 449
— graminis hordei, secalis, tritici 375, 376
— helianthi 17*, 365, 373, 384, 388, 390
— isiacae 94, 377
— malvacearum 365, 374, 388
— maydis 390
— moliniae 137
— menthae 388
— oederi 135
— orbicula 115
— paludosa 137
— perplexans 137, 379
— phragmitis 379
— poarum 379
— pruni-spinosae 382, 383, 450
— simplex 376, 389
— triticina 118, 376, 388
— uliginosa 137
— veratri 383
— violae 89*, 364*
Pucciniaceae 136, 369, *386*
Pucciniastrum 386
— epilobii 386
Puccinieae 388
Pucciniosira 388
Pucciniosireae 369, 388
Pucciniostele 387
Pustularia 297
Pycnochytrium 175
Pyronema 232, 294, *296*, 429*, 433
— confluens 14*, *40**, 41*, 75, 78, 113, 114 230, 294, 295*, *296*, 427*
Pyronemaceae 294, 295, 306
Pyrenomycetes 237, *265*, 434
Pythiaceae 201
Pythiogeton 204, 205
Pythiomorpha 204, 205
Pythiopsis 197
Pythium 75, 88, 96, 138, *201*, 203, 211
— de Baryanum 201*, 202, 203*, 204, 449
— gracile 201*, 202
— proliferum 202

Radulum 326
Ramularia 139, 276, 348*, 400
— coleosporii 400
— cynarae 400
— medicaginis 400
— rhei 400
— Tulasnei 276, 400
— uredinis 400
Ravenelieae 369, 387
Reticularia 410, 412, *413*
— lycoperdon 410

Rhabdospora 404*, 405
— ramealis 405
— valerianae 405
Rhachomyces 284
Rhinchodiplodia 404*
Rhinosporidium Seeberi 174
Rhyparobius 231
Rhiphidium 199, 200
— europaeum 199*
Rhizidiaceae 182
Rhizidiomyces 26, 183
— apophysatus 181*, 183
Rhizidium 96
Rhizina 297
— inflata 297
— undulata 42*, 43, 332, *334*
Rhizinaceae 296, 297
Rhizoctonia 75, 101*, 103, 104
— repens 15
— solani 75
Rhizophidium 181, 182
— pollinis 181*, 182
— apophysatus 181*, 183
Rhizopus 25, 26*, 87, 93, 96, 145, 215, 217, *221*
— nigricans 38*, 71, 215*, 221
— suinus 74
— tritici 220
Rhynchodiplodia 404*
Rhyparobius 231
Rhytisma 124, 231*, *292*
— acerinum 292, 293*
Rickia 283
— admirabilis 284*
— dichotoma 283
Roestelia 367
Rosellinia 275
— necatrix 275
— quercina 275
Rozella 177
— septigena 96
Rozites 108
Russula 64, 96, 116, 143, 149, 331*, 332, *334*
— amoena 138
— lepida 334
— virescens 334

Saccobolus 231*, *296*
Saccharomyces 135, 242, 249, 438
— cerevisiae 39, 112, 242*
— ellipsoideus 244, 245
— Ludwigii 39, 73, 242*
— pasteurianus 112
— pombae 245
Saccharomycetaceae 238, 242
Saccharomycodes Ludwigii 44, 242, 244, 249
Sapinia 414
Saprolegnia 14*, 31*, 37*, 83, 96, 110, 111, *197*
— mixta 111, 114, *198*
— monoica 38
— Thuretii 198
Saprolegniaceae 30, 37, 96, 165, 434
Saprolegniales 191, *195*, 211
Sapromyces 200
Sarcosoma 298
— globosum 298
Schinzia 358
Schizophyllum 78, 129, *322*
— commune 53, 77, 139, 331, 335*
Schizosaccharomyces 135, 242, 244
— octosporus 39*, 242*, 243
Scleroderma 96, 104, 338, *340*, 346
— vulgare 104, 340*
— verrucosum 341
Sclerodermataceae 340
Sclerospora phillipensis 117
Sclerotinia 9*, 25, 28*, 118, 231*, *299*, 397
— cinerea 435
— fuckeliana 9*, 21, 299*, 300
— fructigena 435
— gladioli 234
— heteroica 93, 300, 435
— libertiana 15*, 20*, 28, 93, 300
— ledi 435
— rhododendri 300
— trifoliorum 75, 300
— tuberosa 26*, 299*.
— urnula 28*, 92, 299*
— vaccinii 28, 300
Sclerotium 426
Scolecosporae 267, 397
Scolecotrichum 399*
Scutula 298
Secotiaceae 138
Secotium 346
Sepedonium chrysospermum 267
Septobasidium *347**, 385
Septocylindrium 398*
Septogloeum 403*
Septolegnia 198
Septoria 31, 34*, 113, 276, 404*, *405*
— apii 405
— apocyni 405
— cannabis 405
— lycopersici 405
— piricola 276, 277*
Septosporium 33*
Sirobasidium 349, 350
Solenia 324
Sordaria 273
— fimicola 273
Sordariaceae 78, 141, *273*, 274
Sorosphaera 179
— veronicae 179
Sparassis 325
— ramosa 325
Spathularia 96, 233, 294
Spermatophora 167, 239
— Gossypii 239*
Spermogonium 8
Sphacelia 118, 269, 270, 426
Sphacelotheca 352, 358
— hydropiperis 358
Sphaeria 120, 124, 139
— epimyces 96
— scirpi 120*
Sphaeriales 64, 96, 236, 237, 250, 266, 273, *274*, 286, 287, 292, 305
Sphaeriaceae 29, 142
Sphaerioidaceae 396, 403
Sphaerita endogena 34*
Sphaerobolaceae *340*, 346
Sphaerobolus 49, 78, 97, 114, *121*, 123*, 133, 339*, 423*
— Jova 121
— stellatus 122
Sphaeronema 404*
Sphaeropsidales 34, 96, 395, 396, *403*, 404*
Sphaeropsis 404*
— malorum 405
Sphaerosoma 298
Sphaerostilbe 34*
Sphaerotheca 42, 117, 231*, 258*, 259*, *260*, 261, 262, 454

Sphaerotheca castagnei 259, 262
— humuli 262
— macularis 262
— mors-uvae 136, 262
— pannosa 258*, 261
Spicarioides 402
Spondylocladium 399
Spongospora 179
— subterranea 179*, 180
Sporodesmium 142, 399*
Sporodinia 49, 113, 215, *221*
— grandis 69, 76, 96, 112, 114, 216, 217*
Sporophlyctis 36, 182, 183*, 184
— rostrata 183, 184
Sporormia 273, 274, 288
— intermedia 20, 273
Sporotrichella 402
Sporotrichum 398
Spumaria 411, 414
Stachybotrytis 65
Stagonospora 404*
Staurosporae 397
Stemonitis 411*, 413
Stemphylium 399*
Stereum 77, 320, 323
— elegans 324*
— frustulosum 324
— hirsutum 324
— purpureum 324
Sterigmatocystis 33*, 32, 62, 252, 398*
— niger 68, 70, 71, 73, 76, 77, 80, 113, 117
Stictidaceae 293
Stigmatomyces 282, 284*
— Baeri 282, 283*
Stilbaceae 396, 401
Stilbum carneum 310
Stromatinia 299, 300
— cinerea 300
— fructigena 300
Stropharia epimyces 96
Stypella 348
Stysanus 34, 142, 146, *401*
— stemonites 401
Syncephalastrum 219, 221*, *222*
Syncephalis 96, 97, 98, 216, 219, 221*, *222*
— sphaerica 222
Synchytriaceae 172, 181
Synchytrium 175
— anemones 175
— endobioticum 36, 142, 174*, 180
— mercurialis 175
— stellariae 175*, 176
— succisae 176
— taraxaci 175*, 176

Taphridium 248, 249*
Taphrina 43, 230, 246, 319
— aurea 247
— deformans 78, 132, 247*, 248
— epiphylla 49, 247
— Klebahnii 49, 247, 248*
— potentillae 247, 249
— rostrupiana 247
Terfezia 104
— Boudieri 149
— leonis 255
— transcaucasica 149, 255
Terfeziaceae 135, 145, 250, *255*, 257, 303
Tetramyxa 179
— parasitica 179
Thamnidium 31*, 96, 140, 145, 218, 222, 453
— elegans 142, 218*, 219*, 222
Thecaphora 351, 352
Thecopsora 369, 370, 386
— areolata 370*, 378, 387*
Thecospori 421
Thecoteus Pelletierii 43
Thelebolus 297
— stercoreus 297
Thelephora 96, 320, 325
— laciniata 325
— palmata 324
— terrestris 138, 143, 325
Thelephoraceae 21, 140, 169, 320, 321, 322, *323*, 337
Thiegemella 221
Thielavia 34, 35*, 253, 399*
— basicola 74, 127, 142, 253, 254*
Tilletia 46, 311, *352*, 361
— laevis 58, 135, 357, 360
— foetens 360
— tritici 58, 62, 125, 128, 135, 310, *356*, 357, 360
Tilletiaceae 352, 357, 358, 361
Titaea 398*
Tolyposporium 351, 361
Tomentella 31
Torula 67, 71, 244, 399*
— ellipsoidea 245
— kefir 245
Torulospora 244
— rosea 244
Tracya 117, 351, 358
— hydrocharidis 362
Trametes 64, 65, 340
— odorata 340
— pini 65, 139, 329
— serialis 138
— suaveolens 64, 340
Tranzschelia 382
Tremella 13, 130*, 310*, 348, 419
— faginea 349
— frondosa 349
— fusiformis 348*
— lutescens 169
— mesenterica 348*
Tremellales 29, 121, 130, 169, 309, 311 317, *348*, 350, 358, 393
Tremellineae 434
Tremellodon 349
— gelatinosum 349
Trichia 411*, 413
Trichoderma 65, 140, 145, 147, *400*
— koningii 146
— lignorum 75, 146, 400
Tricholoma 143
— album 138
— pardinum 153
Tricholomeae 336
Trichophyton 251
Trichopsora 388
Trichoseptoria 404*
Trichothecium. 145, *400*
— roseum 400
Trinacrium 31, 32*
Triphragmium 372*, 388
— ulmariae 365, 388
Tryblidaceae 293
Tuber 104, 231*, *302*, 303, 419
— aestivum 149, 231, 302, 304
— brumale 145, 149, 303, 421*
— excavatum 302, 303*
— melanosporum 149, 231
— rufum 302*
Tuberaceae 145, 168, 232, 237, 250, 257, 291, *301*, 306

Tubercularia 268*, 401
— vulgaris 268, 401
Tuberculariaceae 346
Tuberculina 96, 401
— persicina 401
Tuburcinia 351, 358, 361
— trientalis 360*, 361
Tubulina 413
Tulasnella 169, *323*, 350, 358, 393
Tulostoma 310*, 339*, *342**
— mammosum 341*, 342
Tulostomaceae 340, *342*, 346
Typhula 21*, 28, 56, 325
— betae 325
— erythropus 56
— graminis 325
— trifolii 325

Uleomyces 267
Uncinula 260, *262*
— aceris 262
— necator 262, 454
— salicis 258, 260*, 262
— spiralis 136, 260
Uredo 8, 426
Uredo linearis 426
Uredinales 16, 17*, 26, 35, 46, 58, 87, —90, 93, 94, 96, 115, 121, 126, 130, 131, 133, 159, 168, 169, 311, 316, 317, 347, 350, *363*
Uredinei 426, 429, 430, 434
Uredinella 385
Uredinopsis 369, 386
Urocystis 351, 352
— cepulae 77, 135, 361
— occulta 356, 360
— violae 358
Uromyces 136, 364, 366*, 367*, 372*, 378, *388*
— alchemillae 377, 384
— appendiculatus 430
— behenis 384
— dactylidis 137
— fabae 388, 430
— ficariae 372, 379, 383, 388
— laevis 372, 383
— phaseoli 390
— pisi 159, 383, 388, 390
— poae 137, 367*, 383, 388
— scrophulariae 365, 384
— scutellatus 16*, 372, 383, 388
Uromycladium 387*,
Urophlyctis 187, 188, 189
— alfalfae 187, 188*, 189
— leproides 188, 189
— trifolii 188
Uropyxis 88
Ustilaginaceae 358
Ustilaginales 17, 26, 30, 46, 88, 90, 125, 196, 311, 313, 316, 317, 347, 350, *351*
Ustilagineae 434
Ustilago 52, 66, 131
— antherarum 58, 352, 358
— avenae 77, 125, 131, 355*, 357, 360
— bromivora 352
— esculenta 359
— grandis 352
— hordei 131, 356
— laevis 360
— longissima 52, 153, 352*, 358, 361, 452
— maydis 131
— nuda 358, 354*
— panici-miliacei 131, *355**, 358, 360
— parlatorei 358
— reiliana 360,
— scabiosae 352*
— striaeformis 132
— tragopogonis 352
— Treubii 359*
— Vavilovi 360
— violacea 73, 352, 354*, 358, 452
— zeae 52, 75, 352*, 256*, 357, 360, 451

Valsa 96, 277
— leucostoma 114
— nivea 279*
Valsaceae 273, *277*, 287
Venturia 43, *276*
— inaequalis 276, 278*, 286
Vermicularia 404*
Verpa 143, 149, 298
— bohemica 127, 230, 231, 298*
Verticillium 32, 33*, 140, 145, 146, 398*, *399*
— albo-atrum 400
— dahliae 400
Volvaria loweiana 96
Vuilleminia 130, *323*, 350

Willia 242, 244*
— membranefaciens 66
— saturnus 244
Woronina 177
— polycystis 96, *177**
Woroninaceae 172, *176*, 181

Xylaria 96, 140
— hypoxylon 71, *279*
Xylariaceae 273, *278*, 287

Zodiomyces 283, 284*
— vorticellarius 284*
Zoophagus insignis 202
Zygomycetes 190, 214, 343, 438
Zygorhynchus 38, 49, 216, 221
— Dangeardii 216
— heterogamus 50, 145
Zygorhyzidium 36, *183*, 228
— Willei 183
Zygosaccharomyces 242
— Barkeri 242*

УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ

(русский)

Фамилии, помещенные только в списках литературы, в указатель не включены

Алексеева 78
Аренс 447
Артюр 447

Баранецкий 436
Де-Бари 3, 165, 166, 168, 373, 385, *426—435*, 443
Беллер 57, 312
Бессонов 113, 259, 454
Блексли 50, 51, 451, 452
Блекмен 445
Бок 422, 417
Бондарцев 455
Брефельд 156, 165, 166, 168, 316, 433, 438
Бургеф 450
Буткевич 68
Бухгейм 455
Бухгольц 302, 455

Вандандри 452
Ванин 455, 457
Ван-Тигем 440
Ваксман 450

Вальтер 156
Вейан 422
Вергилий 417
Винклер 43
Воронин 177, 435, 453
Воронихин 454

Гаммарлунд 449
Ганзен 112
Гартиг 440
Гартман 43, 54
Гвин-Воган 444
Гедвиг 423
Генель 437
Гейман 3, 167, 168, 180, 263, 305, 323, 327, 337, 350, 448, 450
Герпер 259, 443
Гоби 166, 453
Гук 422
Гусева 300

Данжар 98, 166, 442, 443, 444, 446
Декенбах 454
Диоскорид 416
Дитель 450
Дютроше 424

Еленкин 99
Елиасберг 51

Задебек 443

Иванов 62, 432, 451

Каменский 436
Каракулин 454
Кизель 412
Клаусен 113
Клебан 376, 395, 447, 450
Клебс 110, 111, 113, 437, 451
Клинтон 206, 447
Клюшникова 79, 457
Книп 36, 53, 55, 193, 446, 451, 452
Кон 77, 166, 441
Комаров 137, 454
Корда 420, 424
Корренс 54, 55
Комарницкий 230, 445
Костычев 50
Краузе 451
Креги 445, 450
Кристмен 445

Курсанов 68, 387, 445, 449, 455, 457
Курсанов и Алексеева 78
— и Шкляр 146

Лайбах 451
Лебедева 150, 455
Леман 156
Левейе 421, 424
Линк 419
Линней 419
Лобик 455
Лотси 441

Магнус 437
Мальпиги 422, 423
Мартин 80
Марциус 429
Мелин 450
Мер 177, 444, 448
Мец 448
Микели 418, 423, 424
Миллер 76, 457
Миллярде 440
Моргенталер 451

Навашин 177, 453
Наумов 3, 156, 455
Николс 446

Ольтманс 437

Пастер 431
Персон 419
Петибридж 206
Пистор 450
Плиний 416
Потебня 179, 395, 396, 447, 448, 455
Прантль 441
Прингсгейм 440

Рабенгорст 441
Разумов 139, 205
Райло 147, 455
Райнер 450
Робинзон 113
Розен 443
Ростовцев 455
Роструп 441

Саккардо 395, 396, 397, 441
Сакс 166, 441
Сальмон 449
Самуцевич 455
Саппен-Труффи 444
Сатина 51, 254, 452, 455

Сербинов 167, 180, 454
Сидов 447
Сикар 424
Слудский 457
Сорокин 427, 442, 456
Спаланцани 431
Стекмен 449
Стевенс 447
Страсбургер 443
Страхов 456
Сухоруков 66, 74, 457

Таусон 68
Теофраст 416
Текстер 440
Тисон 177
Тубеф 441
Турнефор 418
Траншель 381, 382, 450, 454, 456
Тюлян 373, 432, 426, 429

Унгер 423
Уокер 443
Уорд 440, 449
Уотерс 451

Фаминцын 436
Федотова 179
Фишер 340, 359, 381, 436, 437, 450
Фишер-фон-Вальдгейм 435, 436, 455
Флеров 357, 455, 457
Франк 441
Фриз Э. 433

Худяков 75

Ценковский 433
Цигеншпек 450, 448
Цопф 440

Шахт 433
Шванн 431
Шкляр 146
Шмиц 443
Шопфер 73
Шретер 441

Энглер 441
Эренберг 424
Эриксон 90, 131, 206, 379

Юель 448

Янчевский 437
Ячевский 3, 209, 267, 287, 454, 456

УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ

(иностранный)

Фамилии, помещенные только в списках литературы, в указатель не включены

Allen 374
Appel 448
Arens 38, 203, 447
Arland 356
Arnaud 306
Arthur 450
Ashby 208
Ashworth 374

Bail 427
Barnet 374
De-Bary 189, 426—435
Bauch 52, 352, 452
Bavendamm 77
Bensaude 446
Betts 296
Bisby 134

Blakeslee 51, 54, 215, 451
Blakman 371, 373, 445
Boss 357
Brefeld 189, 373, 437
Bresadola 448
Brierly 146
Briggs 239
Brodie 58, 118

Brown 57, 449
Brunswik 53
Bruyn 206, 449
Buller 122, 320, 451
Burgeff 50, 51, 58, 69, 74, 98, 106, 217, 450
Butler 188

Christman 371, 373, 445
Claussen 38, 40, 44, 240
Clusius 418
Constantin 145
Corda 420
Cornu 440
Couch 385
Craigie 118, 373, 445, 450
Crosier 449
Curtis 175

Dangeard 45, 189, 443, 444
Derx 54
Dietel 450
Dittschlag 445
Dutrochet 424

Ehrenberg 424
Engler 168
Entz 188
Eriksson 449

Faull 168, 285
Falk 450
Fischer 302, 339, 450
Fitzpatrik 178
Flor 58
Frank 100
Freisleben 101, 106
Fries E. 419
Fries R. 49, 73, 133, 339
Fromme 445

Gadd 208
Gassner 375, 432
Gaumann 178, 269, 288, 311, 449
Gibson 449
Goldschmidt 50, 58, 452
Gossipovitch 261
Green 296
Greis 273
Guillermond 239
Gwynne-Vaughan 3, 44, 55, 167, 168, 297

Hagem 450
Hammarlund 114, 261
Hanna 52, 158, 452
Harper 44
Hartig 440
Hartmann 452
Hatch 193
Hoffmann 445
Horne 178
Hohnel 396, 437

Jackson 383
Jahn 106, 410
Janke 146
Jensen 406
Jones 179, 180, 449
Jolivette 231
Joyet Lavergne 452
Juel 168, 311, 320, 448

Kämmerling 50
Karling 188
Kauffmann 451
Killerman 168
Killian 113, 168, 270, 276, 451
Kirchner 441
Klebahn 159, 447, 448, 450
Klebs 451
Kniep 50, 53, 192, 314, 446, 451, 452
Knudson 101, 106
Krause 78
Kusano 38, 172

Laibach 115, 451
Leonian 114
Leveillé 421, 424
Levine 452
Levison 225
Lindfors 445
Lorenz 49, 133, 339
Lotsy 166, 189, 441

Mac Cormick 75
Mac Crea 271
Maire 168, 311, 323, 327, 334, 337, 444, 448
Manuel 39
Manuel и Renaud 39, 243
Marchand 441
Martens 315
Massee 441
Melin 100, 103, 105, 450
Meyer 442
Mez 448
Minx 78
Mladen 261
Moller 108
Molliard 74
Moreau 55, 230
Morgenthaler 115, 432, 451
Murphy 206, 449

Naganishi 217
Nannfeldt 306
Narasimhan 208
Nees von Esenbeck 424
Neuhoff 448
Newton 52, 448
Noel-Bernard 103, 450

Olive 445
Orton 384

Pavolini 445
Persoon 419
Pethybridge 206, 449
Petrak 306
Peyronel 101, 145
Pimeisel 449
Pistor 450
Pope 358
Prevost 428

Ravitscher 446
Rayner 101, 106, 108, 450
Renaud 39
Reinking 448
Reinhardt 75
Rosen 443
Russel 455

Saito 217
Salmon 449
Sartoris 357
Sartory 74
Sass 310
Sawyer 226
Satina 50, 254
Scherfel 189
Schmitz 443
Schikorra 253
Schneider-Zimmermann 164
Schopfer 73, 75
Schröter 441
Schweitzer 210
Skupiensky 114, 410
Sorgel 193
Sparrow 188
Stakman 95, 96, 97, 375, 452
Stevens 79, 453
Sydow 447
Swartz 133

Ternetz 106
Teissen 306
Thaxter 168, 440
Tulasne 425

Van-Tieghem 440
Vandendris 54, 452
Vaillant 422
Varitchak 239, 240
Vuillemin 288, 442

Waksman 450
Walker 443
Waters 115, 451
Wendling 75
Weston 117
Wieben 247
Wilcox 50, 52, 158
Williamson 55, 297
Wilson 354
Wollenweber 448
Word 449
Wulff 69

Zade 356
Zellner 13
Ziegenspeck 120, 450

ОГЛАВЛЕНИЕ.

Стр.

Предисловие 3

ЧАСТЬ I (ОБЩАЯ).

Введение. Общая характеристика грибов. Полиморфизм. Значение для идентификации грибов разных спороношений. Половое воспроизведение. Литература. 5

Глава I. Клетка и ткани.

Клетка. Оболочка. Протоплазма. Включения в протоплазму. Ядро . . . .
Ткани. Ложная ткань. Физиологическое деление тканей. Кроющая ткань. Механические ткани. Проводящие ткани. Литература 12

Глава II. Мицелий и его видоизменения.

Развитие мицелия. Макроскопический вид мицелия. Микроскопическое строение мицелия. Особенности мицелия паразитных грибов. Видоизменения мицелия. Почкующийся мицелий 23

Глава III. Вегетативное и бесполое размножение.

Вегетативное размножение. Бесполое размножение. Споры бесполого размножения. Развитие конидий. Группы конидиеносцев. Распространение бесполого размножения 29

Глава IV. Половое воспроизведение, смена генраций и ядерных фаз.

Низшие грибы. Аскомицеты. Базидиомицеты. Результат полового воспроизведения. Литература 36

Глава V. Распределение пола. Наследование пола и других свойств.

Гетероталлизм. Цитология и наследственность. Биполярное и тетраполярное разделение полов. Гипотеза Книпа. Гипотеза Гартмана. Гипотеза факторов самостерильности Гипотеза гормонального действия. Диплоидизация мицелия. Гибридизация. Литература 48

Глава VI. Химический состав.

Белки и азотистые основания. Безазотистые продукты. Состав клеточной оболочки. Жиры. Органические кислоты. Смолы и терпены. Пигменты. Ферменты. Литература 61

Глава VII. Питание грибов. Ассимиляция и диссимиляция.

Монофаги и полифаги. Углеродистое питание. Азотистое питание. Зольное питание. Диссимиляция у грибов. Окислительные брожения. Зависимость ассимиляции от окисления. Литература 67

Глава VIII. Общие условия жизни грибов. Влияние внешних факторов.

Гормоны, биос и витамины. Совместная культура с другими микроорганизмами. Влажность. Кислород. Температура. Реакция среды. Свет и другие виды лучистой энергии. Действие ядовитых веществ. Механические воздействия. Литература. 72

Глава IX. Образ жизни в естественных условиях.

Сапрофитизм. Паразитизм. Паразитные грибы на животных Паразитные грибы на растениях. Морфология паразитизма. Биология и физиология паразитизма. Грибы, паразитирующие на грибах. *Симбиоз.* Микориза. Симбиоз с животными 84

Глава X. Рост и размножение.

Общие условия образования органов размножения. Различный характер условий, необходимых для размножения. Влияние температуры. Влияние света. Условия возникновения нескольких спороношений. Выводы. Литература 110

Стр.

Глава XI. Биология размножения.

Количество спор. Распространение спор. Литература 116

Глава XII. Споры.

Строение спор. Биологическое значение спор. Прорастание спор. Условия прорастания. Литература 123

Глава XIII. Географическое распространение грибов. 133

Глава XIV. Некоторые характерные экологические группы.

Водные грибы. Древесные грибы. Копрофильные грибы. Почвенные грибы. Литература 138

Глава XV. Съедобные и ядовитые грибы.

Съедобные грибы. Ядовитые грибы. Литература 148

Глава XVI. Методы исследования.

Культура грибов в сапрофитных условиях. Состав сред. Культура паразитов на естественных субстратах. Микроскопическое исследование. Литература 154

Глава XVII. Происхождение, филогенез и классификация грибов.

Низшие грибы. Аскомицеты. Базидиомицеты. Несовершенные грибы. Литература. 165

ЧАСТЬ II (СИСТЕМАТИКА).

Глава первая. I класс Archimycetes — архимицеты.

1. Порядок Myxochytridiales . . . .
2. Порядок Mycochytridiales 171
Литература к классу архимицетов 189

Глава вторая. II класс Phycomycetes — фикомицеты.

I. Подкласс Oomycetes 190
1. Порядок Monoblepharidales 191
2. Порядок Ancylistales 194
3. Порядок Saprolegniales 195
4. Порядок Peronosporales 200
Филогенез оомицетов. Литература.
II. Подкласс Zygomycetes 214
1. Порядок Mucorales 214
2. Порядок Entomophthorales. Филогенез зигомицетов. Литература 224

Глава третья. III класс Ascomycetes — аскомицеты, или сумчатые грибы.

Строение аскоспор. Строение сумки и рассеивание аскоспор. Половые органы и половой процесс. Бесполое размножение. Литература 229
I. Подкласс Protoascomycetes 238
1. Порядок Protascales 238
Распространение и значение Protascales. Филогенез Protascales. Литература 244
2. Порядок Exoascales. Литература 246
II. Подкласс Euascomycetes или Carpoasci.
3. Порядок Plectascales. Филогенез плектасковых. Литература 250
4. Порядок Perisporiales. Филогенез Perisporiales. Литература 258
Pyrenomycetes 265
5. Порядок Hypocreales Литература 266
6. Порядок Sphaeriales. Классификация. Литература 272
7. Порядок Dothideales. Литература 280
8. Порядок Hemisphaeriales. Литература 281
9. Порядок Laboulbeniales. Цитология Laboulbeniales. Филогенез Laboulbeniales. Литература 282
Эволюция и филогенетические отношения порядков пиреномицетов 286
Discomycetes 289
10. Порядок Hysteriales. Литература 291
11. Порядок Phacidiales. Литература 292
12. Порядок Pezizales. Классификация Pezizales. Литература 294
13. Порядок Tuberales. Распространение Tuberales. Практическое значение Tuberales. Литература 301
Эволюция и филогенетические отношения дискомицетов 304

Стр.

Глава четвертая. IV класс Basidiomycetes — базидиальные грибы, или базидиомицеты.

Литература 307
1. Порядок Dacryomycetales. Литература 318
2. Порядок Exobasidiales. Литература 319
3. Порядок Hymenomycetales. Филогенез и естественная систематика гименомицетов Литература 319
4. Порядок Gasteromycetales. Филогенез гастеромицетов Литература 338
5. Порядок Auriculariales 346
6. Порядок Tremellales 348
Родственные связи Auriculariales и Tremellales. Литература 350
7. Порядок Ustilaginales 351
Биология головневых, Практическое значение. Филогенез головневых. Литература . 358
8. Порядок Uredinales 363
Основные черты спороношений и развития Uredinales 365
Смена ядерных фаз и половая функция. Гибридизация, биотипы. Паразитизм и специализация. Условия сохранения и распространения Uredinales 371
Методы искусственного заражения и изучение разнохозяйственности. Эволюция и филогенез ржавчинных. Систематика Uredinales. Практическое значение ржавчинников и борьба с ними. Литература 380
Общий обзор филогенеза базидиомицетов 392

Глава пятая. Группа Fungi imperfecti. — Несовершенные грибы 394

Порядок Hyphomycetales 397
Порядок Melanconiales 402
Порядок Sphaeropsidales 403
Actinomycetes. Литература 405

Глава шестая. Myxomycetes, или Mycetozoa. Литература 409

ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ. ОЧЕРК РАЗВИТИЯ МИКОЛОГИИ.

Глава первая. Старый период: от древности до Э. Фриза 416

Глава вторая. Новый период: от Тюляна и де-Бари до конца XIX столетия . 424

Глава третья. Новейший период: от конца XIX столетия до современности.

Цитологическое изучение онтогенеза; смена генераций и ядерных фаз. Систематика и флористика. Экология (биология). Экспериментальное изучение половой функции. Гомо- и гетероталлизм. Гибридизация. Формообразование 442

Глава четвертая. Развитие микологии в России и СССР 453

Указатель русских названий и терминов 458
Указатель латинских названий 464
Указатель авторов (русский) 475
Указатель авторов (иностранный) 476

Курсанов Микология.
Государственное учебно-педагогическое издательство Наркомпроса РСФСР, 1940 г Издание второе.
Ответственные редакторы *Н. А. Комарницкий* и *М. А. Лагутина.*
Уполномоченный Главлита А—15757.
Технический редактор *О Л. Гросс* Корректор *О П. Ширяева.*

Сдано в набор 7/IV 1939 г. Подписано к печати 11/VI 1940 г. Индекс У 3. Учпедгиз № 12102.
Тираж 3.000. Печ. листов 30 + $^1/_8$ вкл. Учетно-издат. листов 49,41 + 0,13 вкл. Формат бумаги 70×108.
Бум. л. 15. Тип. зн. в 1 бум. л. 139.700. Заказ № 203.

3-я фабрика книги «Красный пролетарий» треста «Полиграфкнига».
Москва, Краснопролетарская, 16.